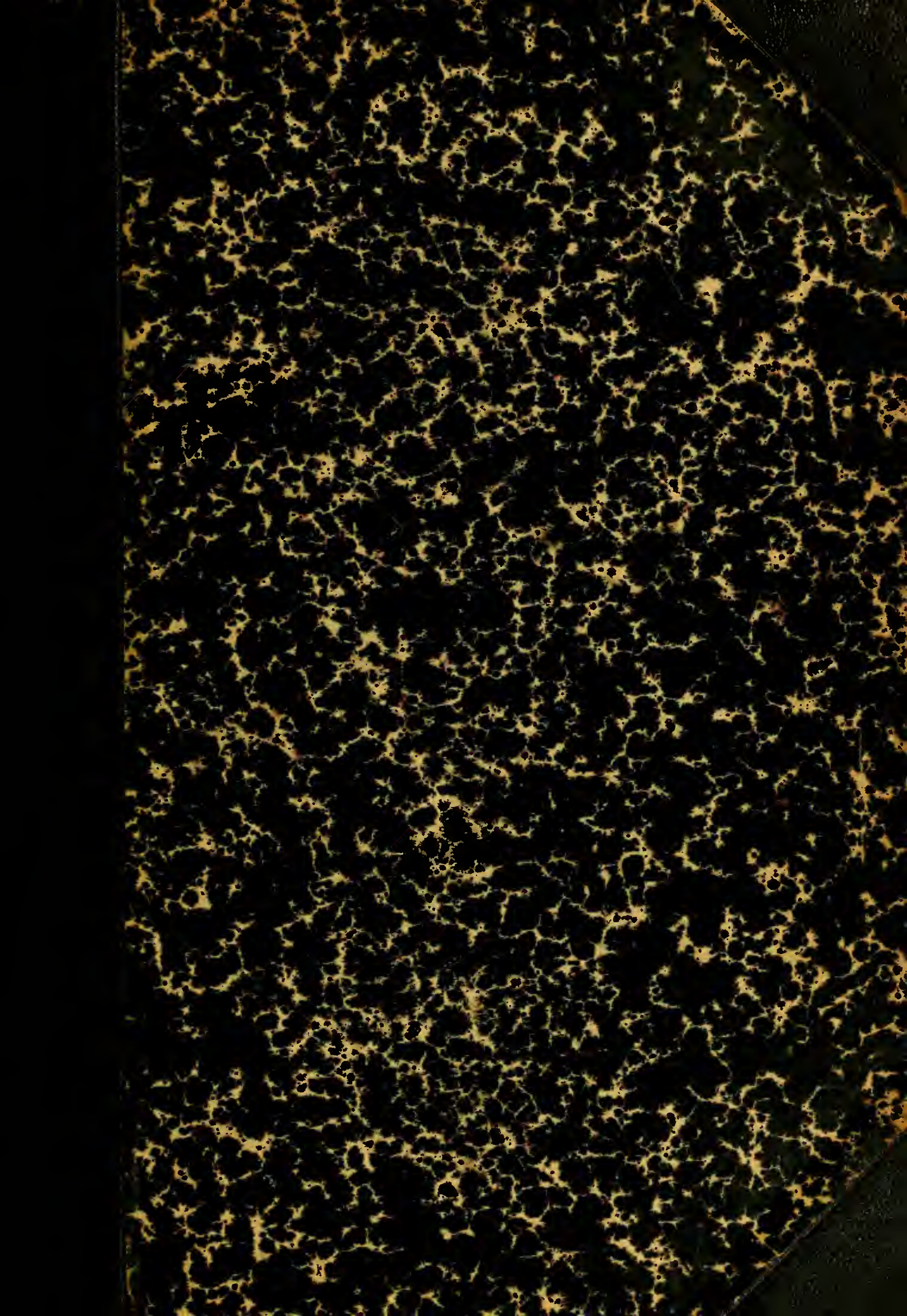


LA CELLULE

LA CELLULE

RECUEIL
DE CYTOLOGIE ET D'HISTOLOGIE GÉNÉRALE

FONDÉ PAR
J. B. CARNOY, PROFESSEUR DE BOTANIQUE ET DE BIOLOGIE CELLULAIRE,
PUBLIÉ PAR
G. GILSON, PROFESSEUR DE ZOOLOGIE ET D'EMBRYOLOGIE,
A L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE DE LOUVAIN

TOME XXII
1r FASCICULE

Prix : 25 francs.

LIERRE
TYP. DE JOSEPH VAN IN & Cie,
Grand'place, 38.

LOUVAIN
A. UYSTPRUYST, LIBRAIRE,
rue de la Monnaie.

1905

1961

La Fécondation et la Segmentation

CHEZ

LE THYSANOZOON BROCCHI

PAR

le Docteur Rufin SCHOCKAERT.

(*Mémoire déposé le* 1 *juillet* 1904.)

La Fécondation et la Segmentation

CHEZ LE THYSANOZOON BROCCHI

INTRODUCTION.

Dans nos deux premiers mémoires sur l'ovogénèse chez le *Thysanozoon brocchi*, nous avons exposé les phénomènes de la maturation jusqu'à l'expulsion du second globule polaire inclusivement. Nous réservions pour une publication ultérieure l'étude de la première segmentation.

Des voyages d'étude et d'autres circonstances, aussi bien que la difficulté du travail, nous ont imposé de longs délais. A certains moments même, nous avons été sur le point de renoncer à la publication des résultats acquis, à cause des nombreux points obscurs, qu'il était difficile, ou même impossible, d'élucider. Les encouragements bienveillants de Messieurs les Professeurs Grégoire et Janssens nous ont toutefois soutenu dans nos recherches et nous ont engagé à exposer la troisième et dernière partie de notre étude sur la fécondation du *Thysanozoon*. Bien que nous n'ayons pu trancher toutes les difficultés et bien que les résultats obtenus soient parfois négatifs et, de ce chef, opposés à certaines observations faites ailleurs, nous croyons avoir contribué en quelque me-

sure à la connaissance des phénomènes si obscurs et tant controversés de la première segmentation.

Nous diviserons notre travail en trois parties. La première comprendra l'étude du pronucléus mâle; la seconde, celle du pronucléus femelle; la troisième, celle de la figure de première segmentation et de la reconstitution des noyaux. Pour terminer, nous dirons quelques mots au sujet de la seconde et de la troisième segmentation.

Méthodes. Voir notre premier travail.

Nos figures ont été dessinées les unes au prisme NACHET, les autres sans prisme. On comprend donc que les proportions de grandeur ne soient pas toujours exactement les mêmes. Il n'en résulte néanmoins aucun détriment au point de vue de l'étude des phénomènes essentiels que nous exposerons, car tous les derniers dessins rendent aussi fidèlement que possible l'aspect de nos figures.

CHAPITRE I.

Pronucléus mâle.

ART. I. *Spermatozoïde; sa transformation en pronucléus mâle.*

SELENKA (81) croyait que le spermatozoïde pénètre dans l'ovule immédiatement après la ponte. VAN DER STRICHT a observé que cette pénétration se fait le plus souvent avant la ponte; néanmoins, il n'a constaté la présence du spermatozoïde dans l'œuf qu'après la formation de la première figure de maturation. Nous l'avons trouvé dans l'ovule à une étape moins avancée encore. Très souvent, nous l'avons observé dans des œufs où les centrosomes viennent d'apparaître et où la membrane nucléaire est encore intacte. Fait curieux, jamais nous ne l'avons surpris au moment même où il traverse la membrane ovulaire. L'endroit de pénétration semble indifférent : tantôt le spermatozoïde se trouve plus près du pôle animal, tantôt plus près du pôle végétal. Une fois entré à un endroit quelconque de l'œuf, il chemine vers le noyau encore intact ou la première figure déjà constituée : aucun indice ne permet de soupçonner l'endroit de son passage. Tous les œufs normaux

non pondus et arrivés au stade de la première figure renferment un spermatozoïde et n'en renferment en général qu'un seul. Nous n'avons observé qu'un seul œuf renfermant un paquet de filaments qui doivent correspondre à plusieurs spermatozoïdes. Nous croyons donc avec VAN DER STRICHT que la polyspermie constitue un phénomène exceptionnel chez le *Thysanozoon*.

A son entrée dans l'œuf, le spermatozoïde a la forme d'un long filament ténu et enroulé plus ou moins sur lui-même, *sp*, FIG. 1 et 2, PL. I. Pas plus que VAN DER STRICHT, nous n'y avons découvert une portion terminale épaissie qui correspondrait à la tête. Il est engagé dans les irradiations astériennes de la figure achromatique ovocytaire et ne modifie en rien leur orientation. Immédiatement après la ponte de l'ovule, le spermatozoïde filamenteux et mince se raccourcit et s'épaissit en partie, *sp*, FIG. 3, 4, 6, *b*, PL. I. Il est formé alors de deux portions distinctes : une partie assez épaisse qui prend intensément les matières colorantes, et une partie moins épaisse que la première et se colorant plus faiblement; la première se tasse sur elle-même; la seconde est en tire-bouchon et semble en train de se désagréger. Bientôt il ne reste plus que la masse compacte, à laquelle est parfois attaché un petit appendice, reliquat de la portion plus pâle, FIG. 6, *a*, *d*, *e*; cet appendice ne tarde pas à disparaître.

La masse compacte affecte les formes les plus irrégulières. Il est inutile de les décrire; il suffit, pour s'en rendre compte, de considérer nos FIG. 6, *f*, *g*, *e*, 8 et 9, *sp*, PL. I. Ce qu'il y a de remarquable, c'est l'irrégularité de ses contours par suite des nombreuses saillies qu'elle forme. Le volume de la masse spermatique compacte est également très variable.

Les œufs qui renferment le spermatozoïde ainsi modifié sont au stade de la première métaphase, FIG. 8 et 9. Depuis ce stade jusqu'à la formation de la deuxième figure de maturation inclusivement, la masse spermatique compacte est le siège d'un phénomène intéressant, qui la transforme en *pronucléus mâle* présentant la structure d'un noyau au repos.

Les auteurs qui ont étudié les planaires, VON KLINCKOWSTRÖM, FRANCOTTE, VAN DER STRICHT et VAN NAME, n'expliquent guère la genèse du pronucléus mâle. Ils se bornent à dire que le spermatozoïde se contracte, devient court et épais, perd son aspect homogène et se transforme en vésicule. Nous avons suivi de plus près cette transformation. Comme nous l'avons déjà dit dans une de nos thèses annexées à nos deux mémoires que nous avons présentés au concours pour les bourses de voyage de l'État, » le pronucléus mâle se forme par la désagrégation de la masse nucléinienne du

spermatozoïde, désagrégation qui semble être l'effet d'un gonflement accompagné d'une espèce de vacuolisation ". Expliquons maintenant cette thèse à l'aide de nos figures.

Les FIG. 6, *f*, *g*, *d*, 8 et 9, *sp*, représentent ce que nous avons appelé la masse nucléinienne du spermatozoïde, c'est-à-dire la masse spermatique compacte et homogène dont nous avons parlé plus haut. Elles sont empruntées à des ovules à la première métaphase. Les FIG. 7, *a-j*, 10 et 11, *n*, *sp*, empruntées à des ovules qui sont à la première anaphase et au début de la formation de la seconde figure de maturation, représentent les étapes successives de la transformation de la masse spermatique, c'est-à-dire la formation du pronucléus mâle.

La FIG. 7, *a*, en montre la première étape. Une grande partie de la masse spermatique est encore compacte et homogène, mais nous voyons d'un côté une zone plus ou moins claire qui n'est plus compacte. Elle est limitée par une membrane très mince, qui semble se continuer avec le pourtour de la partie homogène. A l'intérieur de cette zone, il y a des travées chromatiques granuleuses se rattachant, d'une part, à la membrane de la zone claire et, d'autre part, à la masse encore compacte. C'est là l'aspect que présente la masse spermatique au premier début de sa transformation.

Comment faut-il expliquer cette transformation? Nous croyons que c'est simplement un phénomène de vacuolisation qui gonfle et désagrège la masse spermatique compacte. Du liquide se dépose à la partie périphérique de cette masse; il écarte les unes des autres diverses portions de la masse chromatique, qui restent attachées à la masse principale et constituent les travées chromatiques.

Dans la FIG. 7, *b*, la vacuolisation s'est faite sur presque tout le pourtour de la masse spermatique; il en résulte une masse centrale plongée en grande partie dans un suc nucléaire clair; certaines portions épaisses sont encore à la périphérie et se confondent avec la membrane déjà très distincte et limitant plusieurs vacuoles claires. Les FIG. 7, *c*, *d*, *e*, sont plus avancées encore; la masse plus ou moins compacte et épaisse ne touche plus directement la membrane et plonge entièrement dans la zone claire, qui est parcourue par des travées plus nombreuses.

La vacuolisation ne se fait pas seulement dans les parties périphériques de la masse spermatique; elle entame aussi le centre de cette masse, FIG. 7, *b*, *c*, *d*, *e*, 10, *n*, *sp*; celle-ci renferme alors des espaces non colorés, des vacuoles qui la désagrègent. Au fur et à mesure que cette vacuolisation

s'opère, la masse spermatique se défait de plus en plus et se résout en un réseau chromatique dont le développement est en corrélation avec la désagrégation des portions épaisses restantes, FIG. 7, *f*, *g*, *h*, *i*, *j*. Le pronucléus mâle est constitué : il a un volume notablement plus grand que la masse compacte.

Une fois constitué par la désagrégation de la masse spermatique compacte, le pronucléus mâle renferme un réseau chromatique, FIG. 7, *f*, *g*, **11**, *n*, *sp*. Mais dans ce réseau, il apparaît des granules chromatiques isolés, dérivés également, croyons-nous, de la désagrégation de la masse nucléinienne du spermatozoïde. Parmi ces granules épars, FIG. 7, *h* et *j*, il y en a généralement quelques-uns plus grands que les autres. Ce sont, d'après nous, les futurs nucléoles. Ces granules, colorés d'abord intensément, se gonflent, FIG. 7, *d*, et perdent leur affinité pour les matières colorantes. Bientôt, il s'y forme des vacuoles, FIG. 7, *h* et *i*, et les nucléoles définitifs ainsi constitués ressemblent beaucoup aux nucléoles primaires de l'ovocyte de premier ordre; ils n'en diffèrent que par l'absence d'une calotte plus ou moins sombre qu'on observe à ces derniers. Après l'expulsion du second globule, on n'en observe plus de trace : ils disparaissent probablement par une fonte progressive et n'interviennent pas dans la première figure de segmentation.

Nous abandonnons maintenant l'étude du pronucléus mâle pour la reprendre au moment où il se rapproche du pronucléus femelle pour donner naissance avec celui-ci à la première figure de segmentation. Nous nous occuperons à présent d'un élément qui apparaît dans l'ovocyte au début de la transformation de la masse spermatique compacte, nous voulons dire le spermocentre.

ART. II. *Spermocentre.*

Le nom de spermocentre, tel que l'entendent en général les auteurs, signifie l'élément : a) dérivé du Mittelstück ou pièce intercalaire du spermatozoïde, b) destiné à fournir les corpuscules de division de la première figure de segmentation.

Nous avons hésité à donner ce nom à l'élément dont nous allons parler; malgré de patientes recherches, nous n'avons trouvé aucune relation entre une portion bien définie du spermatozoïde et l'élément en question; en outre, nous avons la conviction que ce « spermocentre » n'intervient en rien dans la genèse des corpuscules centraux de la première segmentation. Il conviendrait peut-être de le nommer, par exemple, *corpuscule résiduel*, parce

que, comme nous le verrons plus tard, il gagne les parties périphériques de l'ovule et finit par disparaître longtemps avant la première segmentation. Toutefois, pour ne pas compliquer la description et ne pas paraître inventer un organite nouveau, nous lui conserverons le nom consacré par l'usage, en attendant qu'on établisse sûrement sa véritable signification par de nouvelles recherches aboutissant à des conclusions concordantes. Il est à remarquer, en effet, que, jusque maintenant, de nombreuses divergences d'opinion règnent au sujet de la signification de cet élément et de son intervention dans la première figure de segmentation.

Au moment où l'on peut reconnaître avec certitude le » spermocentre «, celui-ci est représenté par un corpuscule homogène, arrondi et coloré intensément en noir par l'hématoxyline ferrique, FIG. 8, *spc*. Il a à peu près le même volume que le centrosome de la première figure de maturation à la métaphase et se trouve dans une zone exempte de boules vitellines. Cette zone a une structure réticulée et est parcourue par de très petites irradiations partant du corpuscule homogène. C'est cette dernière particularité qui permet de le reconnaître et de le distinguer de tout autre corpuscule coloré, par exemple des boules vitellines qui sont quelquefois colorées en noir à ce stade. Nous appellerons le corpuscule homogène du nom de spermocentrosome; les irradiations entourant le spermocentrosome constituent l'aster spermatique; l'ensemble, c'est le spermocentre.

Quelle est *l'origine* du spermocentre?

La plupart des auteurs qui se sont occupés de cette question croient qu'il a été introduit dans l'œuf avec la tête du spermatozoïde. Toutefois, la question est loin d'être résolue.

VAN DER STRICHT, qui a étudié avant nous la maturation chez le *Thysanozoon*, a consacré quelques pages à cette question. Il croit que le spermocentre dérive du spermatozoïde. Il le figure sous la forme d'un petit corpuscule attenant d'abord au pronucléus mâle encore compact et homogène.

Nous croyons que c'est plutôt par analogie avec ce qu'on a décrit ailleurs que le savant professeur de Gand admet l'origine » mittelstückienne « du spermocentre. En effet, ni avant sa pénétration dans l'ovule, ni après, le spermatozoïde ne montre aucune portion distincte que l'on peut appeler Mittelstück. Si le spermatozoïde donne naissance au spermocentre par une partie qui s'en détache, c'est par une portion de sa chromatine dont nous ne pouvons pas reconnaître l'origine ou la signification. Nous avons, comme VAN DER STRICHT, observé des figures où, à côté de la

masse compacte du spermatozoïde, nous avons trouvé un corpuscule détaché, que l'on devrait considérer comme le futur spermocentre, FIG. **4**, *a*, et **5**, *a*. Mais à ce moment il est impossible de dire que c'est là la pièce intercalaire devenant spermocentre : aucune irradiation, aucun aspect spécial de ce corpuscule ou du cytoplasme avoisinant ne permettent de le considérer comme tel. La présence d'un corpuscule tout à côté de la masse compacte du spermatozoïde ne pourrait-elle pas être l'effet de la section du rasoir à travers un spermatozoïde incurvé ou pelotonné sur lui-même? Nous n'osons donc pas nous baser sur ces préparations pour considérer le spermocentre comme une portion détachée du spermatozoïde. Nous n'avons à vrai dire rencontré qu'une figure, FIG. **12**, PL. II, en haut, paraissant plaider en faveur de cette opinion. A côté de la masse spermatique encore compacte, *n*, *sp*, nous voyons, en *sp*, *c*, un spermocentre bien caractéristique, décoloré en partie et renfermant un granule à son intérieur. De courtes irradiations en partent de tous côtés. Toutefois, le voisinage du spermocentre avec le futur pronucléus spermatique ne suffit pas pour faire admettre son origine spermatique. Aussi, bien que nous croyons, comme VAN DER STRICHT, que le spermocentre dérive du spermatozoïde par une portion qui s'en détache, nous ne pouvons le prouver d'une façon adéquate et décisive.

Une fois détaché du spermatozoïde, le spermocentre semble s'en éloigner bien vite. En effet, dans les FIG. **8** et **9**, PL. I, qui représentent le premier fuseau de direction et où le spermatozoïde, *sp*, forme encore une masse compacte et bosselée, le spermocentre, *spc*, est déjà très écarté de cette masse. Fait remarquable, le spermocentre se trouve presque toujours à la périphérie de l'ovule, parfois même immédiatement en contact avec la membrane ovulaire, comme s'il avait une tendance à fuir le voisinage de la zone ovocytaire où se passent les phénomènes essentiels de la maturation. VAN DER STRICHT a noté que le détachement de l'ébauche des spermocentres et son éloignement du pronucléus mâle varient d'après le siège du spermatozoïde. Si celui-ci se trouve dans le voisinage du pôle végétal ou au centre de l'ovule, le spermocentre s'en détacherait et s'en éloignerait plus vite que dans le cas où le spermatozoïde se trouve à la périphérie de l'ovule ou dans le voisinage du pôle animal.

Nous n'avons observé aucune relation entre ce détachement plus ou moins précoce du spermocentre et la position du spermatozoïde. En effet, dans la FIG. **8**, PL. I, le spermatozoïde épaissi et encore homogène se trouve

à la périphérie de l'ovule et tout près du pôle animal, et déjà le spermocentre est très écarté du spermatozoïde. Dans la FIG. 12, PL. II, en haut, au contraire, le spermatozoïde se trouve plus près du pôle végétal de la figure et le spermocentre en est encore très rapproché.

Le moment du détachement du spermocentre est très variable. Dans les FIG. 8, 9, PL. I, représentant la première métaphase, le spermocentre est déjà très écarté du spermatozoïde; dans la FIG. 12, PL. II, où la deuxième figure est presque formée, il en est encore très rapproché. La FIG. 9, PL. I, prouve encore que ce détachement peut être très précoce. En effet, le spermocentre est séparé de la masse spermatique par toute la première figure. Il est probable que si le spermocentre dérive du spermatozoïde, il s'en est détaché très tôt au moment de la pénétration de celui-ci dans l'œuf, et que la première figure de maturation formée ultérieurement s'est interposée entre les deux.

D'après CONKLIN (02), l'aster spermatique n'apparaît pas dans l'ovule avant que le noyau spermatique n'absorbe des substances achromatiques, c'est-à-dire avant que, d'après nous, il ne se vacuolise. Il suffit d'observer nos FIG. 8 et 9, PL. I, pour constater qu'il n'en est pas ainsi chez le *Thysanozoon*.

Étudions maintenant la *structure du spermocentrosome*.

Nous avons vu que, lorsqu'on peut le reconnaître comme tel, le spermocentrosome a la forme d'un corpuscule arrondi et homogène, très avide des matières colorantes nucléaires; il se trouve au milieu d'une petite zone claire de protoplasme exempte d'enclaves et parcourue par quelques minces irradiations qui constituent l'aster spermatique. Bientôt après, sa structure se modifie. D'après VAN DER STRICHT, „le centrosome (spermatique), d'abord homogène, se transforme en une sorte de vésicule renfermant une substance plus ou moins colorable, au sein de laquelle on trouve un, fig. 59, ou deux, fig. 60 et 58, grains saphraninophiles". Ceux-ci dérivent, d'après l'auteur, de la division du corpuscule central primitif.

Nous avons observé une semblable transformation du spermocentrosome.

Alors que dans la FIG. 8, PL. I, celui-ci constitue encore une boule compacte et homogène, dans la FIG. 9 il n'est plus coloré en totalité : autour de la masse centrale colorée intensément en noir, il y a un mince liséré clair limité par une membrane, à laquelle aboutissent les mêmes irradia-

tions que celles qui convergent, au début, au spermocentrosome homogène. L'aspect du spermocentrosome de la FIG. 9 est donc dû à une décoloration centripète du spermocentrosome compact. Nous avons décrit un phénomène semblable dans le centrosome de la première figure de maturation. — Dans la FIG. 12, PL. II, en haut, la décoloration est plus prononcée et il ne reste plus comme portion colorable qu'un petit granule arrondi ou centriole. Le plus souvent, le spermocentrosome décoloré renferme deux granules, FIG. 11, PL. I, FIG. 13, *a*, PL. II, en haut.

D'après VAN DER STRICHT, les corpuscules sont, au début, reliés l'un à l'autre par un pont intermédiaire homogène, qui prend bientôt l'aspect d'un petit fuseau formé de fibrilles. Nous n'avons jamais observé ces fibrilles. Dans nos figures, qui pourtant nous paraissent très bien conservées, les deux corpuscules ou centrioles ne sont pas reliés par des filaments formant un fuseau. Pas plus que dans le centrosome restant dans l'œuf après l'expulsion du premier globule polaire, nous n'avons observé dans le spermocentre la centrodesmose d'HEIDENHAIN ou le Centralspindel dans le sens de HERMANN.

Nous venons de voir que le spermocentrosome perd sa colorabilité de la périphérie vers le centre et renferme alors un ou deux centrioles. Mais il arrive fréquemment qu'il ne se décolore pas d'une façon centripète. Très souvent, la décoloration se fait irrégulièrement de façon à lui donner une structure réticulée, assez malaisée à étudier, FIG. 10, *spc*, PL. I, FIG. 13, *d*, PL. II. Sur les trabécules de ce réseau, on voit, en nombre indéterminé, des nodules plus colorés que le reste. Le réseau se décolore ultérieurement et alors on voit dans le spermocentre trois, quatre ou cinq granules, FIG. 13, *c*, *b*, PL. II. Ces granules ne sont, d'après nous, que les nodules plus colorés des FIG. 10, PL. I, FIG. 13, *d*, PL. II, mis en évidence par la disparition des substances chromatophiles dispersées sur le réseau primitif du spermocentrosome. D'après cette explication, les granules multiples ne dériveraient pas de la division du corpuscule primitif unique, mais préexisteraient et se montreraient d'emblée lors de la décoloration du spermocentrosome[1]. Dans ces figures, FIG. 13, *c*, *b*, pas plus que dans les FIG. 11, PL. I, FIG. 13, *a*, PL. II, où il n'y a que deux corpuscules spermatiques, nous n'avons pu distinguer ni fibrilles sous forme de fuseau, ni d'autres irradiations partant de ces corpuscules multiples.

[1] CARNOY et LEBRUN ont décrit une transformation semblable du corpuscule spermatique chez l'*Ascaris* (97).

Quant à l'origine de l'aster spermatique, c'est-à-dire des irradiations qui convergent à la périphérie du spermocentrosome, d'aucuns admettent qu'elles dérivent de la pièce intercalaire du spermatozoïde; d'autres croient qu'elles se forment aux dépens du cytoplasme ovulaire; d'autres encore estiment que leur partie centrale, immédiatement en contact avec le spermocentrosome, dérive de ce dernier, et leur partie périphérique du cytoplasme ovulaire. VAN DER STRICHT tient cette dernière opinion; il croit que la partie centrale, la couche corticale de la sphère attractive, appartient au centrosome au même titre que la couche corticale de la sphère attractive de l'ovocyte de premier ordre et qu'elle naît aux dépens de la substance même du centrosome spermatique.

Nous devons faire remarquer que dans nos préparations les rayons qui entourent le centrosome spermatique ne sont pas bien nets, ni ne se prolongent pas bien loin pour se mettre en contact avec la charpente filaire du cytoplasme ovulaire [1]. Ces irradiations sont très frêles : c'est plutôt une disposition quelque peu irradiée d'une zone claire protoplasmique. On ne voit pas une partie périphérique distincte de la partie centrale. En outre, nous avons prouvé dans notre premier mémoire que la couche corticale de la sphère de première maturation ne dérive pas du centrosome; elle ne constitue qu'une portion de l'aster différenciée sur place après la formation de celui-ci. Par conséquent, l'argument par analogie tiré de l'aspect de la sphère de première maturation ne peut valoir dans le cas présent pour attribuer une origine spermocentrosomique à la partie centrale des quelques irradiations qui partent du spermocentrosome. Nous croyons qu'elles sont simplement formées par la différentiation, sur place, du réseau cytoplasmique ovulaire autour du centrosome spermatique.

Les figures dans lesquelles nous avons étudié le spermocentre représentent des ovules depuis la métaphase de la première figure jusqu'à celle de la deuxième. Pendant toute cette étape de l'évolution de la maturation, il est très manifeste et se rencontre dans tous les œufs. Au contraire, après cette étape, c'est-à-dire à partir de la métaphase de la seconde figure, *il nous a été impossible de le retrouver.*

Peut-on conclure de ce fait qu'il a disparu, qu'il n'existe plus dans l'œuf ?

---

(1) Nous n'avons pas dessiné dans nos figures les restes du réseau primitif du protoplasme ovulaire, dissocié par la formation et l'accumulation des enclaves dans ses mailles.

On pourrait dire : « Pour affirmer qu'un organite disparaît, il faudrait assister à sa désagrégation, à sa fonte progressive. Aussi longtemps qu'on n'observe pas les stades successifs de sa disparition, on ne peut pas dire qu'il est absent et qu'il a disparu : son absence apparente peut être due à un défaut de technique ou à un état spécial de l'organite en question qui ne permet pas de le mettre en évidence ».

Cette remarque a certes une certaine valeur; mais pour dire que le spermocentre persiste et se transforme plus tard en corpuscule central de la première segmentation, il faudrait un argument de fait. Or, si nous ne nous trompons, aucun auteur n'a établi avec une certitude complète la persistance du spermocentre depuis le moment de son apparition dans l'œuf jusqu'au stade de la première segmentation et sa transformation en corpuscule central de la figure. Partout il y a des lacunes. Quant à nous, comme nous l'avons déjà dit, malgré les recherches les plus minutieuses, nous n'avons pu retrouver le spermocentre après la métaphase de la deuxième figure de maturation. Depuis ce moment, nous n'avons observé aucun élément qui le rappelle. Pourtant notre technique est la même pour les diverses étapes de l'évolution de l'œuf, et les œufs où on l'observe encore présentent le même aspect que ceux qui sont un peu plus avancés et où on ne le retrouve plus. Une même préparation renferme des ovocytes à la métaphase et à l'anaphase de la seconde figure; dans les uns on le trouve, dans les autres on ne le trouve plus. Fait intéressant : dans les FIG. **8** et **9**, PL. I, où le spermocentre vient d'apparaître d'une façon caractéristique, il est logé à la périphérie de l'ovule; très souvent même, il est en contact immédiat avec la membrane ovulaire, FIG. **8**, comme s'il était sur le point de quitter l'œuf! Ne pourrait-on pas trouver là la cause de sa disparition dans les œufs qui sont à un stade de développement plus avancé que ceux où on l'observe en cet endroit?

La FIG. **14**, PL. II, en haut, représente une section d'un œuf à la première figure. Nous y voyons trois petits asters, au centre desquels il y a un granule irrégulier. On pourrait supposer que ces asters dérivent du spermocentre. Nous ne le croyons pas. En effet, jamais nous n'avons observé la séparation des granules du spermocentre; en outre, rien n'indique que les asters dont nous parlons dérivent des granules spermocentrosomiques : en effet, il n'y a pas de trace de Centralspindel dans le sens de fibres reliant les granules l'un à l'autre. Nous pouvons ajouter que cet ovocyte est encore au stade de la première cinèse, pendant lequel les

deux centrioles se trouvent toujours à l'intérieur du spermocentrosome, et que dans une autre coupe du même œuf on trouve un spermocentre caractéristique. Nous croyons que ce sont là des asters accessoires décrits par VAN DER STRICHT, fig. 62, MEAD (98), LILIE (98), CONKLIN (02), etc. Dans tous les cas, ces asters ne s'observent jamais après la deuxième figure de maturation, ce qui prouve que, même s'ils dérivaient du spermocentre, ils ne se transmettent pas à la première figure de segmentation.

Ici on pourrait nous demander quelles sont la signification et la destinée du spermocentre. Nous avouons volontiers que nous n'en savons rien. Ce que nous avons eu en vue, c'est d'exposer simplement ce que, après de patientes recherches, nous avons trouvé dans nos préparations. Le soi-disant spermocentre est, d'après nous, un élément encore énigmatique tant au point de vue de son origine qu'au point de vue de sa destinée. Espérons que de nouvelles recherches, entreprises sans aucune idée préconçue, viendront bientôt éclaircir cette question, qui, à en juger d'après les divergences des auteurs, est loin d'être résolue. Quoi qu'il en soit, nous sommes convaincu que le spermocentre disparait longtemps avant la première segmentation.

CHAPITRE II.

Pronucléus femelle.

ART. I. *Formation du pronucléus femelle.*

Dans notre second mémoire sur l'ovogénèse du *Thysanozoon*, nous avons décrit très sommairement la formation du pronucléus femelle. Après l'expulsion du second globule, les chromosomes du pôle interne de la figure se tassent les uns contre les autres. Ils deviennent granuleux, FIG. **1**, PL. II, et se transforment en un noyau irrégulier et multilobé, FIG. **2** et **3**, *a*, *b*, *c*, PL. II. Nous espérions alors pouvoir trouver, par une étude plus approfondie, le mécanisme d'après lequel les chromosomes donnent naissance au pronucléus femelle.

Nous devons avouer que nous n'y sommes pas parvenu. Nous avons observé, il est vrai, que les chromosomes donnent naissance à des vésicules, qui, en se fusionnant, constituent le pronucléus, mais nous ne savons pas par quel mécanisme se forment ces vésicules. Nos figures, tout en étant très belles, ne permettent pas de suivre pas à pas les modifications que

subissent les chromosomes restant dans l'œuf après l'expulsion du second globule polaire.

Il est probable qu'il y a autant de vésicules qu'il y a de chromosomes; toutefois, il n'est pas possible de les compter, parce qu'elles se confondent les unes avec les autres. A l'endroit où certaines vésicules sont assez bien isolées et caractéristiques, nous voyons à leur intérieur des travées chromatiques granuleuses offrant parfois l'aspect d'un réseau. Nous croyons que cet aspect est dû à une vacuolisation des chromosomes, semblable à ce que Grégoire et Wygaerts ont décrit dans les chromosomes du *Trillium*. Les diverses vésicules dérivées des neuf chromosomes ovulaires se fusionnent bien vite et forment un noyau dont l'aspect multilobé trahit l'origine et le mode de formation. Dans la fig. 3, *a*, *b*, Pl. II, on retrouve encore des traces de plusieurs vésicules; mais à une étape suivante, le noyau femelle, par suite de la fusion des diverses vésicules chromosomiques, présente une structure nettement réticulée, fig. 3, *c* : ce réseau est formé par des travées granuleuses dérivées des chromosomes ovulaires. Dans cet état, le pronucléus femelle a l'aspect d'un noyau au repos. Sa membrane est formée probablement par une partie du protoplasme entourant les chromosomes et qui se serait condensée par suite du dépôt de liquide nucléaire autour des chromosomes.

Siège. Le pronucléus femelle se trouve d'abord à l'endroit de la couronne polaire interne de la deuxième figure de maturation, fig. 4, *n. ov.*, Pl. II; mais peu à peu il se rapproche de la périphérie de l'ovule, en subissant un phénomène notable d'accroissement, fig. 5, Pl. II. Ses contours s'arrondissent. son élément nucléinien devient plus abondant et il y apparait des nucléoles clairs absolument semblables à ceux du pronucléus mâle. A ce moment, il a le même aspect que le pronucléus mâle qui a subi un phénomène d'accroissement parallèle. Il n'y a plus moyen de les distinguer l'un de l'autre : leur structure est absolument la même, fig. 5, Pl. II.

Art. II. *Ovocentre.*

Dans notre dernier mémoire, nous avons déjà dit que les centrosomes de la deuxième figure de maturation sont constitués d'abord par un petit granule ou centriole dérivé du centrosome de la première figure. Ce petit granule donne naissance à une vésicule claire ou centrosphère, à laquelle aboutissent les irradiations astériennes et fusoriales. Dans la centrosphère d'un œuf à la métaphase de la deuxième figure, nous avons cru observer

trois granules. Mais comme cette figure est peu distincte et que nous n'avons observé qu'une seule fois cet aspect, nous ne saurions en conclure que la centrosphère ovulaire renferme un ou des centrioles au stade de la métaphase. Ce que nous pouvons affirmer, c'est qu'au retour polaire de la deuxième figure, la centrosphère ne renferme certainement pas de centriole. Bien plus, la centrosphère elle-même devient de moins en moins distincte, FIG. 2, PL. II; elle finit par se confondre avec les irradiations de l'aster, qui persistent encore quelque temps après l'expulsion du second globule. VAN NAME, VON KLINCKOWSTRÖM, MAC FARLAND ont fait la même constatation. Nous ne pouvons soupçonner l'existence antérieure d'un centrosome ovulaire que par la convergence des rayons astériens en une zone plus ou moins restreinte située en dedans du pronucléus femelle, FIG. 4, PL. II. Les rayons de l'aster ovulaire eux-mêmes ne tardent pas à disparaître, et alors les deux pronucléi se rapprochent l'un de l'autre et ne sont accompagnés d'aucun centrosome, ni d'aucune irradiation, FIG. 5, PL. II. Nous pouvons donc affirmer que, chez le *Thysanozoon*, le centrosome et la sphère ovulaire disparaissent complétement après l'expulsion du second globule polaire.

CHAPITRE III.

Première segmentation.

ART. I. *Siège et constitution des pronucléi.*

Après la disparition des rayons de l'aster ovulaire, les deux pronucléi sont situés à la périphérie de l'œuf dans une zone claire de cytoplasme réticulé, FIG. 5, PL. II. Cette zone est beaucoup plus restreinte que celle que l'on observe dans les ovules où la seconde figure existe encore. Il semble que les enclaves vitellines ont été tenues à distance par les irradiations de la figure, et que, à mesure que celles-ci disparaissent, elles ont une tendance à empiéter sur le terrain de la zone cytoplasmique réticulée et à refouler les pronucléi à la périphérie de l'ovule. Pendant et après la disparition de l'aster ovulaire, les deux pronucléi, comme nous l'avons déjà dit, subissent d'une façon parallèle un accroissement de volume notable. Comparer FIG. 2, 4, 5, et FIG. 6, 7, 9, PL. II. En même temps, leur structure se modifie. Certaines portions du réseau chromatique primitivement uniforme s'épaississent et forment des filaments à structure granuleuse et éparpillés irrégu-

lièrement dans le noyau. Le reste du réseau perd sa nucléine et forme une trame achromatique; celle-ci ressemble beaucoup au réseau cytoplasmique qui entoure les pronucléi; elle n'en diffère que par une coloration plus foncée, qui trahit sa nature chromatique antérieure, FIG. 6, 7, 9, PL. II. Dans l'ovocyte de premier ordre, nous avons décrit un phénomène semblable : certaines portions de l'élément nucléinien s'épaississent et sont destinées à former les chromosomes de la première figure de maturation; d'autres portions se désagrègent et disparaissent. Nous avons appelé cette partie qui ne prend pas part à la constitution des bâtonnets du nom de *nucléine résiduelle*. Il en est de même dans les pronucléi : toute leur nucléine du stade d'accroissement ne participe pas à la formation des chromosomes de la première segmentation. Il n'y a que les tronçons épaissis, FIG. 6, 7, 8, 9, PL. II, qui y participent; le reste, que nous pouvons appeler « *nucléine résiduelle des pronucléi* », se transforme en une trame de plastine, qui participera à la formation du fuseau. WILSON (95), GRIFFIN (99), LILLIE (01), CONKLIN (02), HEIDENHAIN (93), RÜCKERT (93), KORSCHELT, FOL (79), TODARO (93) et GARDINER (98) ont décrit le même phénomène soit dans la première figure de maturation, soit dans la figure de la première segmentation.

ART. II. *Origine des centrosomes de la première segmentation.*

La question de l'origine des centrosomes de la première segmentation a été l'objet de discussions et de controverses si nombreuses qu'il nous est impossible d'en exposer ici toute la bibliographie. Nous nous bornerons à citer les opinions émises jusqu'à présent, sans entrer dans les discussions qu'elles pourraient entraîner.

D'après BOVERI (87, 92), les corpuscules de la première segmentation dérivent du spermatozoïde : c'est le centrosome spermatique seul qui apporte le stimulus de la division de l'œuf et qui est, par conséquent, l'élément fécondant propre. Cette théorie a eu longtemps de la vogue; mais dans ces dernières années, elle a été fréquemment combattue. En effet, on sait depuis longtemps que des centrosomes de segmentation apparaissent dans les œufs parthénogénétiques; ils ne dérivent donc pas du spermatozoïde. D'autre part, plusieurs auteurs (voir la bibliographie détaillée dans l'ouvrage de CONKLIN, 02, p. 28) ont décrit des faits qui tendent à démontrer que les centrosomes de segmentation peuvent dériver du centrosome ovulaire ou même pourraient naître indépendamment des centrosomes ovulaire ou spermatique.

Reste enfin à citer la théorie du quadrille des centres (FOL, 91), qui attribue les deux centrosomes de segmentation à la fusion deux à deux des centrioles-filles ovulaires et spermatiques. Cette théorie a été également battue en brèche par de nombreux auteurs.

Il est manifeste, d'après ce qui précède, qu'autour de l'origine des centrosomes de segmentation il règne une grande obscurité. D'après CONKLIN, cet état de choses prouve que le problème est très difficile et très compliqué, et qu'on a trop peu d'éléments pour formuler une règle générale à ce sujet.

Nous allons, sans aucune idée préconçue, exposer nos propres observations chez le *Thysanozoon*; puis nous en tirerons les conclusions qui en découlent naturellement.

La première apparition des centrosomes de la première segmentation se fait dans les œufs où les pronucléi, après la désagrégation partielle de leur réseau chromatique, renferment certains tronçons nucléiniens épaissis, FIG. 6, 7, 8, 9, PL. II. Ils se présentent sous la forme de petits corpuscules arrondis et entourés de quelques irradiations qui permettent de les distinguer d'autres granules éparpillés souvent dans le cytoplasme avoisinant. Examinons de plus près ces figures. D'abord, *dans la plupart des cas*, FIG. 6 et 7, les deux centrosomes sont très écartés l'un de l'autre et séparés par presque toute l'épaisseur d'un des pronucléi. Aucune trace de Centralspindel ne s'observe entre les deux. Du fait de leur éloignement initial et de l'absence d'un Centralspindel lors de leur première apparition, on peut conclure qu'ils apparaissent d'emblée tous les deux et ne dérivent pas de la division d'un corpuscule primitivement unique.

Au contraire, dans l'œuf dont nous avons représenté une coupe en FIG. 9, on constate que les centrosomes se trouvent entre les pronucléi et sont très rapprochés l'un de l'autre; toutefois ils semblent appartenir chacun à un des pronucléi. Dans ces deux sortes de figures, FIG. 6 et 7 et FIG. 9, ils sont chacun en connexion avec un des pronucléi : la membrane de ceux-ci est dissoute et disparaît dans le voisinage de leur centrosome respectif.

La FIG. 8 représente un aspect que nous n'avons rencontré qu'*une seule fois* : les deux centrosomes, situés entre les deux pronucléi, sont reliés par une espèce de Centralspindel. Il n'y a cependant pas là de *vrai* Centralspindel. En effet, la disposition dont nous parlons peut et doit être expliquée par l'entrecroisement des rayons astériens provoqués sur place par chaque centrosome et assez longs déjà pour se toucher

et contracter des connexions de part et d'autre en formant une espèce de fuseau. Dans les figures telles que FIG. 6 et 7, PL. II, qui sont bien plus nombreuses que les figures telles que FIG. 8, PL. II (nous n'en avons observé qu'un cas), les centrosomes apparaissent d'emblée l'un assez distant de l'autre et ne sont jamais reliés par un Centralspindel. Pourquoi donc devrions-nous admettre, de par la FIG. 8 seule, l'existence d'un corpuscule primitivement unique qui s'est divisé en deux, si nous pouvons si facilement expliquer l'existence d'une espèce de Centralspindel par l'entrecroisement et la fusion des irradiations voisines des deux asters? Aussi c'est à dessein que nous avons dit plus haut : *vrai* Centralspindel. Ce nom, en effet, signifie un fuseau qui s'est formé aux dépens d'un corpuscule primitivement unique divisé en deux et qui réunit les deux corpuscules-filles pendant qu'ils s'écartent l'un de l'autre. Or, chez le *Thysanozoon* il n'y a rien de semblable : les FIG. 6 et 7 le montrent suffisamment. Elles indiquent que les centrosomes, dérivés chacun d'un des pronucléi, apparaissent d'emblée comme tels et ne sont pas reliés par un Centralspindel. Dans la FIG. 8, on peut d'ailleurs constater, aussi bien que dans les FIG. 6 et 7, que chaque centrosome est en connexion avec un des pronucléi : l'un d'eux est manifestement en connexion avec le pronucléus *b*; quant à l'autre, il doit être considéré comme appartenant au pronucléus *a* : en effet, celui-ci s'avance jusque près de lui par une protubérance où la membrane vient de disparaître. La FIG. 8 ne constitue donc pas un cas différent, quant à l'apparition des centrosomes, de celui des FIG. 6 et 7, et nous pouvons répéter que les corpuscules de la première segmentation apparaissent séparément près de chaque pronucléus et ne sont pas reliés l'un à l'autre par un vrai Centralspindel.

Après avoir décrit les diverses sortes de figures où nous voyons la première apparition des centrosomes de la première segmentation, il sera utile de récapituler nos observations positives et négatives au sujet de leur origine.

1. Jamais nous n'avons vu persister le *spermocentre* avec ses deux centrioles aux stades finaux de la deuxième figure de maturation. Après l'expulsion du second globule, il n'en reste plus de trace.

2. Jamais nous n'avons observé un ou deux centrioles dans la *centrosphère ovulaire* à la fin de la deuxième figure; après l'expulsion du second globule, toute trace de la sphère ovulaire ne tarde pas à disparaître.

3. Pendant quelque temps, les deux pronucléi, se présentant sous la

forme de noyaux au repos, se trouvent rapprochés l'un de l'autre et *ne sont accompagnés d'aucun élément qui puisse représenter une sphère ou un centrosome.*

4. Enfin, lorsque les pronucléi, rapprochés l'un de l'autre, se disposent à la première segmentation, les deux centrosomes apparaissent d'emblée à des endroits plus ou moins écartés l'un de l'autre; ils ne sont pas reliés primitivement par un Centralspindel et sont chacun en connexion avec un des pronucléi.

Voilà les faits. Tirons-en les conclusions.

« Les centrosomes de la première segmentation ne dérivent pas du spermocentre ni de l'ovocentre; ils ne dérivent pas non plus de la division d'un corpuscule primitivement unique, mais ils prennent naissance d'emblée tous les deux, chacun près d'un des pronucléi avec lequel ils sont en connexion intime. Nous croyons donc que chaque pronucléus donne naissance à un centrosome. »

Il reste encore un point obscur. Les centrosomes préexistent-ils comme tels ou sous la forme de corpuscules dans les pronucléi et en sortent-ils pour produire la figure achromatique, comme l'ont décrit Carnoy et Lebrun (97) dans l'*Ascaris*? Nous ne le pensons pas. En effet, nous n'avons observé dans les pronucléi aucun élément caractéristique qui en sortirait pour constituer les centrosomes. Nous croyons plutôt que les centrosomes de la première segmentation sont des éléments de nouvelle formation.

Conklin admet que les centrosomes de segmentation dérivent l'un de la sphère ovulaire, l'autre de la sphère spermatique. Toutefois, il pense qu'ils pourraient bien être des produits de nouvelle formation sans relation génétique avec les centrosomes ovulaire et spermatique. Lilie (01), de même, croit que les centrosomes de la première segmentation ne dérivent pas des centrosomes ovulaires ou du spermocentre, mais qu'ils sont des produits ovulaires de nouvelle formation : « egg products of new origin » [1]. Cette opinion diffère pourtant de la nôtre : d'après nous, les centrosomes de la première segmentation ne sont pas des produits ovulaires, mais l'un d'eux apparaîtrait sous l'influence du pronucléus mâle, et l'autre par l'activité du pronucléus femelle.

---

[1] Citation de Conklin, p. 27.

Art. III. *Figure de la première segmentation.*

Après avoir exposé notre opinion sur l'origine des centrosomes de la première segmentation, étudions plus longuement leur évolution et la formation de la figure.

Comme nous l'avons déjà dit, l'endroit où apparaissent les centrosomes est très variable. Le plus souvent très écartés l'un de l'autre, fig. 6 et 7, Pl. II, ils peuvent aussi apparaître l'un assez près de l'autre, fig. 8, Pl. II. Mais quel que soit l'endroit de leur apparition, ils provoquent tout autour d'eux des irradiations qui dissocient la membrane pronucléaire et finissent par se rencontrer dans la zone située entre les deux centrosomes. C'est par la rencontre et la fusion de ces irradiations que se forme le fuseau. Il n'y a pas de règle fixe pour l'origine de celui-ci. Dans la fig. 8, il aura une origine cytoplasmique, puisque la rencontre des irradiations astériennes se fait dans le cytoplasme; dans les fig. 6 et 7, il aura une origine nucléaire, parce que les irradiations produites par les centrosomes passeront, pour se fusionner, dans une partie d'un ou de deux pronucléi. Le réseau achromatique des pronucléi, après la disparition de leur membrane, se confond avec le réticulum cytoplasmique avoisinant et dès maintenant la figure de la première segmentation est constituée. Le fuseau se développe aux dépens du réseau et les asters augmentent d'étendue; leurs irradiations se continuent périphériquement avec le réticulum achromatique, fig. 10, 11, Pl. II, et fig. 12, 13, Pl. III. Comme le fuseau se forme par l'entrecroisement et la fusion, entre les deux centrosomes, des irradiations astériennes, et comme les centrosomes peuvent apparaître à des endroits variables, sa direction par rapport à l'œuf sera également variable, fig. 10, Pl. II, fig. 12, Pl. III. Mais pendant qu'il se développe et acquiert sa forme définitive, il se place tangentiellement à la périphérie de l'œuf, dans un plan perpendiculaire à la direction qu'avait le fuseau de la première et de la seconde cinèse maturative, fig. 11, Pl. II, fig. 13, Pl. III. La zone achromatique réticulée, peu étendue au stade du repos des pronucléi, s'étend de plus en plus, comme si les enclaves vitellines étaient repoussées par la figure qui est en train de se former. Par suite de la disparition de la membrane des pronucléi, il est difficile de délimiter la zone qui appartient à chacun d'eux; toutefois, avant la formation de la figure, il n'y a pas de fusion proprement dite des deux pronucléi. Contrairement à ce qu'a décrit Francotte, nous n'avons pas observé dans notre objet que l'un des pronucléi est encore intact, alors que dans l'autre la membrane a déjà disparu et que les chromosomes sont déjà

formés : tous les deux se disposent à la première segmentation d'une façon parallèle.

Les divers tronçons du filament nucléinien épaissi et formé antérieurement aux dépens du réticulum chromatique se rapprochent les uns des autres et forment une espèce de peloton, FIG. **10** et **11**, PL. II. C'est l'état spirémateux des chromosomes. Nous avons décrit un phénomène semblable dans l'ovocyte de premier ordre; aussi nous ne nous y étendons pas davantage Ce qu'il y a de remarquable, c'est que dans la FIG. **10**, PL. II, on distingue encore nettement deux spirèmes séparés, dérivés l'un du pronucléus mâle, l'autre du pronucléus femelle. Au contraire, dans la FIG. **11**, PL. II, où le fuseau est entièrement constitué, cette distinction n'est plus possible : il n'y a qu'un groupement de filaments chromatiques à l'équateur du fuseau.

Le peloton, d'abord granuleux, FIG. **10**, ne tarde pas à s'épaissir, se condenser et devenir homogène. C'est à ce moment qu'il se segmente en tronçons bien définis ou chromosomes, FIG. **12** et **13**, PL. III. Ceux-ci présentent bientôt une division dans le sens de leur longueur et sont éparpillés irrégulièrement à l'équateur du fuseau : aucun aspect spécial ne permet de reconnaître leur origine paternelle ou maternelle.

La FIG. **14**, PL. III, représente la métaphase de la première segmentation. Les chromosomes se trouvent bien alignés à l'équateur du fuseau et y subissent la division indiquée dans la FIG. **12** et **13**. Leurs moitiés longitudinales sont attirées vers un des pôles, d'une façon différente, d'après l'insertion des fibres fusoriales sur chacune d'elles. Dans notre second mémoire, nous avons expliqué longuement la cause de la variabilité de forme des chromosomes à la métaphase et à l'anaphase de la première figure. A l'exemple de GRÉGOIRE (99), STRASBURGER (00), JANSSENS (01), DE SINÉTY (01), nous l'avons attribuée à la variabilité de l'insertion des fibres fusoriales, insertion qui peut être médiane, terminale et subterminale. Dans la figure de la première segmentation, nous voyons la même variabilité d'insertion. Ainsi, dans le chromosome *a*, FIG. **14**, PL. III, les fibres fusoriales sont insérées à un bout de chacune des deux moitiés longitudinales et celles-ci sont attirées vers leur pôle respectif par une de leurs extrémités. Dans le chromosome *c*, l'insertion est médiane et les deux moitiés longitudinales sont attirées vers les pôles par leur milieu et forment par le fait même un anneau allongé; à l'équateur de cet anneau, on peut voir l'endroit où les deux bouts sont encore plus ou moins accolés. Dans le

chromosome *b*, l'insertion est subterminale; les deux branches, étant attirées plus d'un côté que de l'autre, se séparent du côté le plus proche du point d'insertion; leurs extrémités libérées s'incurvent en forme de crochet, tandis que leurs deux autres bouts restent encore rapprochés l'un de l'autre. Comme on le voit aisément, c'est une division longitudinale des bâtonnets qui donne naissance aux chromosomes-filles de la première segmentation.

On pourrait nous demander pourquoi nous admettons ici une division longitudinale, alors que dans la première figure de maturation, qui ressemble assez bien à celle de la première segmentation, nous avons décrit une division transversale. Les raisons de notre manière de voir sont multiples. D'abord, l'ensemble de nos figures de maturation ne nous permettait pas d'admettre une division longitudinale des bâtonnets de la première figure, alors qu'il nous était facile d'en expliquer toutes les formes par l'existence d'une division transversale. En second lieu, dans la première figure de segmentation, les chromosomes en se mettant au fuseau présentent manifestement une division longitudinale, contrairement à ceux de la première maturation. Enfin, avant de se séparer, les chromosomes-filles ne sont pas soudés par un ou les deux bouts : ils sont plutôt accolés ou juxtaposés sur une longueur plus ou moins considérable, FIG. 14, PL. III, ce qui prouve que ce sont bien les deux moitiés longitudinales des chromosomes primitifs. Dans la première figure de maturation, au contraire, les chromosomes à la métaphase ne présentent pas cette particularité (voir notre second mémoire et fig. 1, 2, 3, 4, 8, 9, Pl. I). Quelle que soit leur forme, anneaux, bâtonnets recourbés en crosse à leurs extrémités ou bâtonnets longs et droits, ils n'offrent pas de solution de continuité au niveau de l'équateur du fuseau. Ce fait plaide en faveur de notre opinion au sujet de la valeur des chromosomes-filles de la première figure de maturation. Ceux-ci ne sont pas dus à la division longitudinale des chromosomes primitifs, mais bien à leur division transversale, alors que les chromosomes-filles de la première segmentation constituent sûrement les deux moitiés longitudinales des bâtonnets primitifs.

La FIG. 15, PL. III, montre l'anaphase de la première figure de segmentation. Nous y voyons trois sortes de chromosomes-filles :

1) il y a des chromosomes en forme de bâtonnets allongés et droits, *a*;

2) il y en a en forme d'anses ou de V, *c*;

3) il y en a en forme de bâtonnets recourbés en crosse à une de leurs extrémités, *b*.

Ce sont les trois formes correspondantes aux trois formes de chromosomes à la métaphase.

Les chromosomes-filles, une fois séparés l'un de l'autre, cheminent vers leur pôle respectif et s'y tassent les uns contre les autres; il n'y a plus moyen alors d'y reconnaître les trois formes antérieures, FIG. **16**. Dans une coupe transversale d'une couronne polaire, nous avons pu nous rendre compte que, dans la première figure de segmentation, il y a 18 chromosomes, c'est-à-dire le nombre double de chromosomes des cinèses de maturation.

Les chromosomes, arrivés aux deux pôles de la figure, ne tardent pas à se modifier : ils s'allongent, deviennent granuleux et se transforment en vésicules limitées par des travées de granules. Les vésicules se fusionnent en formant un noyau multilobé, à structure réticulée uniforme, FIG. **17** et **18**. Pas plus dans ces figures que dans les FIG. **19** et **20**, qui sont un peu plus avancées, les noyaux reconstitués ne sont partagés en deux plages plus ou moins distinctes.

Pendant la reconstitution des noyaux-filles, il se fait, dans un plan perpendiculaire à la direction du fuseau, une rainure, un enfoncement dans la zone cytoplasmique réticulée, FIG. **17** et **18**. Cet enfoncement gagne le fuseau, le coupe et sépare l'une de l'autre deux régions de la zone ovulaire exempte d'enclaves. Les deux cellules de l'embryon sont par le fait même bien délimitées, FIG. **20**; les irradiations fusoriales disparaissent rapidement dans chacune d'elles. Il est pourtant à remarquer que l'étranglement ne gagne pas la zone ovulaire bourrée d'enclaves : ce n'est que la partie cytoplasmique réticulée qui participe à la segmentation proprement dite.

Q'advient-il du centrosome et de la sphère pendant ces transformations ?

Le centrosome, constitué d'abord par un petit granule, FIG. **6**, **7**, **8**, **9**, **10**, PL. II, se gonfle pendant la formation de la figure, FIG. **13**, PL. III, se décolore et se transforme en une centrosphère plus ou moins claire, à laquelle aboutissent, sans y pénétrer, les irradiations astériennes et fusoriales, FIG. **12**, **14**, **15**, PL. III. Cette centrosphère a des contours irréguliers et est à son maximum de développement à la fin de l'anaphase, FIG. **16**. Jamais nous n'avons pu y reconnaître des centrioles bien définis. Pendant la reconstitution des noyaux, elle diminue de volume, s'aplatit, FIG. **18**, et finit par disparaître. Les irradiations astériennes disparaissent également,

de sorte que les noyaux-filles au repos ne sont accompagnés ni d'un aster ni d'un centrosome quelconque, FIG. **19**, **20**, PL. III.

Pendant le stade du repos des noyaux-filles, FIG. **20**, stade caractérisé par l'absence de sphère ou centrosome, les enclaves vitellines envahissent ici aussi la zone cytoplasmique réticulée qui entoure les noyaux et refoulent ceux-ci à la périphérie de l'œuf. Nous croyons que cet envahissement de la zone cytoplasmique réticulée par les enclaves est la conséquence de la disparition des irradiations astériennes. Cette particularité s'observe également après la deuxième division de maturation.

Appendice. Pour finir, nous dirons quelques mots encore de la seconde et de la troisième segmentation.

Comme nous l'avons déjà dit, les noyaux-filles reconstitués renferment un réseau chromatique uniforme, FIG. **19**, **20**. Mais peu avant la seconde segmentation, certaines portions de ce réseau s'épaississent en forme de filaments ou tronçons semblables à ceux qu'on observe dans les pronucléi avant la première segmentation, FIG. **21**. Ce sont également ces tronçons qui vont donner naissance aux chromosomes après avoir passé par l'état spirémateux. Le reste du réseau chromatique ou nucléine résiduelle se décolore et se transforme en un réseau achromatique, qui ne diffère du réseau cytoplasmique que par une coloration légèrement plus sombre. C'est à ce moment qu'apparaissent les centrosomes, à des endroits plus ou moins écartés l'un de l'autre, sous la forme d'un petit granule. Dans la FIG. **21**, ils sont déjà le centre d'un aster très manifeste et sont reliés l'un à l'autre par un mince fuseau qui occupe une partie du noyau : à ce niveau, la membrane nucléaire vient de disparaître.

Quelle est l'origine des centrosomes de la seconde segmentation?

Plusieurs auteurs ont décrit la persistance du centrosome de la première segmentation jusqu'à la seconde et même jusqu'aux segmentations ultérieures. Aussi croient-ils que les corpuscules centraux de la deuxième segmentation dérivent du centrosome de la première et qu'ils se transmettent à la troisième, et ainsi de suite.

Nous croyons que les choses ne se passent pas ainsi chez le *Thysanozoon*. En effet, jamais nous n'avons pu discerner un centriole bien défini dans les centrosphères de la première segmentation; de plus, celles-ci diminuent de volume à la fin de l'anaphase, FIG. **18**, et disparaissent, FIG. **19**; malgré les recherches les plus minutieuses, nous n'avons pu trouver près ou

dans les noyaux-filles au repos un centrosome ou une sphère quelconque, qui leur serait transmis par la première figure de segmentation, FIG. 20. Nous croyons donc que les centrosomes de la seconde segmentation sont eux aussi des éléments de nouvelle formation, comme signe et effet de l'activité des noyaux-filles, qui, après leur reconstitution, se sont développés pour se diviser bientôt après.

La FIG. 22 représente la métaphase de la deuxième segmentation. Les chromosomes, divisés longitudinalement, se trouvent à l'équateur du fuseau et sont plus grêles que ceux de la première segmentation. Les centrosomes sont encore constitués par un petit granule un peu plus volumineux qu'au moment de leur apparition. Le fuseau se trouve orienté tangentiellement à la périphérie de l'œuf et est un peu plus petit que celui de la première segmentation.

La FIG. 23 montre les deux cellules à la fin de l'anaphase : les chromosomes allongés et minces se trouvent tassés les uns contre les autres. Il n'y a plus de trace ni d'une sphère, ni d'un centrosome; il n'y a que la convergence des rayons astériens, qui laisse soupçonner l'existence antérieure d'un centrosome ou d'une centrosphère. Lorsque les noyaux sont reconstitués, on n'observe plus ni sphère ni irradiations astériennes. Aussi nous croyons que les centrosomes de la troisième segmentation apparaissent également *de novo*. Leur forme et le mode de leur apparition ne diffèrent en rien d'ailleurs de ceux de la seconde segmentation. Faisons encore remarquer que les quatre premiers noyaux pendant et après leur reconstitution ne présentent jamais deux plages plus ou moins distinctes.

Les figures de la troisième segmentation et des suivantes sont très jolies. Nous croyons que leur étude serait très intéressante au point de vue embryologique. Toutefois, nous n'avons pu nous en occuper. Aussi nous terminons ici la troisième et dernière partie de nos recherches sur l'ovogénèse et la fécondation du *Thysanozoon brocchi*, avec l'espoir d'avoir contribué pour une faible part à la connaissance de quelques phénomènes intéressants de la première segmentation.

CONCLUSIONS.

Résumons, sous la forme de conclusions, les principaux résultats de cette troisième étude sur l'ovogénèse et la fécondation chez le *Thysanozoon*.

CHAPITRE I.

Le spermatozoïde, filamenteux et mince lors de sa pénétration dans l'ovule, se raccourcit et s'épaissit en partie après la ponte de l'œuf. La partie épaisse forme une masse compacte et à contours irréguliers; la partie non épaissie pâlit, s'enroule en tire-bouchon et disparaît.

Le pronucléus mâle se forme par la désagrégation de cette masse compacte, désagrégation qui semble être l'effet d'un gonflement accompagné d'une espèce de vacuolisation. Le pronucléus mâle ainsi constitué renferme un réseau chromatique. Bientôt il y apparaît des nucléoles qui, d'abord colorés intensément, perdent leur affinité pour les matières colorantes, se vacuolisent et disparaissent avant la formation de la première figure de segmentation.

Le « *spermocentre* » est constitué d'abord par un corpuscule homogène, spermocentrosome, entouré d'une zone irradiée, aster spermatique. Le spermocentrosome se décolore ultérieurement et l'on peut y voir soit deux, soit plusieurs centrioles, qui ne sont jamais reliés par un vrai Central-spindel. Nos figures ne permettent pas d'établir de quelle façon le spermocentre dériverait du spermatozoïde. Le spermocentre, très apparent depuis la métaphase de la première figure jusqu'à celle de la deuxième, finit par disparaître après la seconde métaphase et ne participe pas à la constitution de la première figure de segmentation. Nous ne connaissons pas sa fonction, ni sa signification.

CHAPITRE II.

Après l'expulsion du second globule, les chromosomes du pôle interne de la figure se tassent les uns contre les autres, deviennent granuleux et se transforment en un noyau multilobé, à structure réticulée. Pendant cette transformation des chromosomes ovulaires en pronucléus, la sphère ovulaire disparaît complétement, de sorte que, quelque temps après l'expulsion du second globule polaire, l'œuf ne renferme pas de corpuscule ovulaire ou d'ovocentre qui serait destiné à participer à la formation de la première figure de segmentation.

Chapitre III.

Pendant leur stade de repos, les deux pronucléi renferment un réseau chromatique et ne sont accompagnés d'aucune sphère. Après ce stade, ils subissent, d'une façon parallèle, un accroissement de volume notable. Certaines portions du réseau chromatique s'épaississent pendant que le reste, « nucléine résiduelle », se décolore et se transforme en un réseau achromatique. Pendant que ces transformations s'opèrent, on voit les centrosomes de la première segmentation apparaître d'emblée tous les deux, chacun près d'un des pronucléi avec lequel il est en connexion intime. Nous croyons donc que les centrosomes de la première segmentation sont des organites de nouvelle formation, nullement en connexion avec une sphère ovulaire ou spermatique préexistante.

Les centrosomes produisent tout autour d'eux, à l'endroit où ils apparaissent, des irradiations. Le fuseau se forme par l'entrecroisement et la fusion, entre les deux centrosomes, de ces irradiations.

Pendant la formation de la figure, les tronçons persistants du réticulum pronucléaire se ramassent en deux espèces de pelotons distincts (état spirémateux des chromosomes) qui, plus tard, donnent naissance chacun à 9 chromosomes. Ceux-ci, une fois constitués, s'éparpillent irrégulièrement à l'équateur du fuseau et subissent une division longitudinale. Les deux moitiés ou chromosomes-filles sont attirées vers les pôles de la figure d'une façon différente d'après l'insertion des fibres fusoriales, insertion qui peut être médiane, terminale ou subterminale.

Le centrosome de la première figure de segmentation, constitué d'abord par un petit granule, se gonfle, se décolore ensuite et se transforme en une centrosphère claire, à laquelle aboutissent les asters. Pendant la télophase de la première figure, cette centrosphère, avec les irradiations qui l'accompagnent, disparaît, de sorte que les noyaux-filles au repos ne sont accompagnés d'aucune sphère. Les noyaux reconstitués ne sont pas partagés en deux plages plus ou moins distinctes.

Les centrosomes de la seconde segmentation apparaissent également *de novo* et le réticulum chromatique des noyaux-filles donne naissance aux chromosomes d'après le même mécanisme que celui de l'ovocyte de premier ordre et des deux pronucléi. Après l'anaphase de la figure, toute sphère disparaît, de sorte que les centrosomes de la troisième segmentation, — et probablement des divisions suivantes, — n'ont aucune connexion avec des sphères antérieures et sont, eux aussi, des organites de nouvelle formation.

BIBLIOGRAPHIE.

1887-92 *Boveri, Th.* : Zellenstudien. I, II, III, IV; Zeitschrift f. Naturw.

» : Befruchtung; Erg. d. Anat. u. Entw., I.

1897 *Carnoy et Lebrun* : La fécondation chez l'*Ascaris megalocephala*; La Cellule, XIII.

1902 *Conklin, Edw.* : Karyokinesis and cytokinesis; Journal of the Academy of natural Sciences of Philadelphia, Second series, v. XII, p. I.

1901 *de Sinéty* : Recherches sur la biologie et l'anatomie des phasmes; La Cellule, t. XIX, 1er fasc.

1879 *Fol, H.* : Recherches sur la fécondation etc.; Mém. Soc. Phys. et d'Hist. nat. de Genève, t. XXVI.

» : Le quadrille des centres; Arch. des Sc. phys. et nat.

1897 *Francotte, P.* : Recherches sur la maturation, la fécondation et la segmentation chez les Polyclades; Mém. cour. publiés par l'Ac. des Sc. de Belgique, t. 55.

1898 » : Id.; Arch. de zool. exp. et gén., 3e série, t. VI, nº 2.

1898 *Gardiner, Edw.* : The growth of the ovum etc. in Polychærus caudatus; Journal of Morphology, v. XV, n. 1.

1899 *Grégoire, V.* : Les cinèses polliniques chez les Liliacées; La Cellule, t. XVI, 2d fasc.

1903 *Grégoire et Wygaerts* : La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes etc.; La Cellule, t. XXI, 1er fasc.

1891 *Guignard, L.* : Nouvelles études sur la fécondation; Ann. des Sc. nat., Bot., XIV.

1894 *Heidenhain, M.* : Neue Untersuchungen über die Centralkörper etc.; Arch. f. mikr. Anat., Bd 43.

1901 *Janssens, F. A.* : La spermatogénèse chez les Tritons; La Cellule, t. XIX, 1er fasc.

1895 *Korschelt, E.* : Ueber Kernth., Eir. u. Befr. bei *Ophryotrocha puerilis*; Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd 60.

1898 *Lilie, F. R.* : Centrosome and sphere in the egg of Unio; Zool. Bull., I.

1901 *Lilie, F. R.* : Organization of the egg of Unio; Journal of Morph., XVII.

1898 *Mead, A. D.* : The origin and behaviour of the centrosomes in the annelid egg; Journal of Morph., XIV.

1893 *Rückert, J.* : Die Chromatinreduction bei der Reif. der Sexualzellen; Erg. d. Anat. u. Entw., B. III.

1900 *Schockaert, R.* : Nouvelles recherches sur la mat. de l'ovocyte de premier ordre du *Thysanozoon brocchi*; An. Anz., Bd 18, nº 1.

1901 » : Nieuwe onderzoekingen over de rijpwording van het ei van *Thysanozoon Brocchi*; Handelingen van het vierde Vlaamsch natuur- en geneeskundig Congres van Brussel.

1901 » : L'ovogénèse chez le *Thysanozoon brocchi*. Première partie; La Cellule, t. XVIII, 1er fasc.

1902 » : Id. Deuxième partie; La Cellule; t. XX, 1er fasc.

1881 *Selenka, E.* : Ueber eine eigenthümliche Art der Kernmetamorphose; Biol. Centralbl., B. 1.

1899 *Strasburger* : Histologische Beiträge, VI.

1893 *Todaro, Fr.* : Sopra lo sviluppo della Seps chalcides; Ricerche Lab. Anat. Roma, v. 3, fasc. 1.

1897 *van der Stricht, O.* : La formation des deux globules pol. et l'apparition des spermocentres dans l'œuf de *Thysanozoon brocchi*; Arch. de Biol., t. XV.

1899 *van Name, W. G.* : The maturation, fertilization and early development of the Planarians; Trans. of the Connect. Ac., vol. X.

1897 *von Klinckowström, A.* : Beiträge f. Kenntn. der Eireifung und Befr. bei *Prostheceræus vittatus*; Arch. f. mikr. Anat., Bd 48.

1895 *Wilson, Ed. B.* : Archoplasm, centrosome and chromatin in the sea urchin egg; Journ. of Morph., v. XI, nº 2.

EXPLICATION DES FIGURES.

PLANCHE I.

FIG. **1**. Première figure de maturation d'un œuf non pondu. Spermatozoïde filamenteux et mince, *sp*.

FIG. **2**. Première figure de maturation d'un œuf pondu. Spermatozoïde encore filamenteux, *sp*; fragment du spermatozoïde, destiné *peut-être* à se transformer en spermocentrosome, *a*.

FIG. **3**. Spermatozoïde épaissi en partie, *sp*; une portion est plus pâle et a la forme d'un tire-bouchon, *q*.

FIG. **4**. Spermatozoïde épaissi, *sp*; portion pâle en forme de queue, *q*; portion détachée destinée peut-être à se transformer en spermocentrosome, *a*.

FIG. **5**. Spermatozoïde épais et raccourci en forme de boule, *sp*; corpuscule attenant à la masse spermatique compacte, qui se transformera peut-être en spermocentrosome, *a*.

FIG **6**. *a*, spermatozoïde épaissi et encore assez long, se terminant d'un côté par une queue très amincie et pâle; *b*, spermatozoïde épaissi présentant une portion plus pâle en forme de tire-bouchon; *c*, *d*, *e*, *f*, *g*, spermatozoïdes épaissis et raccourcis.

FIG. **7**. Diverses étapes de la vacuolisation de la masse spermatique compacte.

FIG **8** Spermatozoïde épais et compact, *sp*; spermocentrosome encore homogène, entouré d'irradiations et se trouvant à la périphérie de l'ovule, *spc*.

FIG. **9**. Spermatozoïde compact et homogène, *sp*; spermocentrosome, se décolorant d'une façon centripète, *spc*.

FIG. **10**. Figure après l'expulsion du premier globule; noyau spermatique présentant un aspect réticulé par la vacuolisation de la masse spermatique compacte, *n. sp.*; spermocentrosome à aspect réticulé et renfermant plusieurs granules, *spc*.

FIG. **11**. Début de la deuxième figure de maturation; noyau spermatique à structure réticulée, *n. sp.*; spermocentrosome décoloré, renfermant deux centrioles, *spc*.

PLANCHE II.

FIG. **12** [1]. Deuxième figure de maturation; masse spermatique encore compacte, *n. sp.*; spermocentrosome renfermant un granule et situé tout près de la masse spermatique, *spc.*

FIG. **13.** Divers spermocentrosomes renfermant deux ou plusieurs centrioles.

FIG. **14.** Coupe d'un œuf à la première métaphase; un centrosome de la première figure, *c*, renfermant deux centrioles; trois asters accessoires.

FIG. **1.** Expulsion du second globule; tassement et désagrégation des chromosomes restant dans l'œuf.

FIG. **2.** Même étape; noyau ovulaire multilobé, *n. ov.*; noyau spermatique, *n. sp.*

FIG. **3.** Trois noyaux ovulaires formés aux dépens des chromosomes restant dans l'œuf après l'expulsion du second globule polaire.

FIG. **4.** Noyau ovulaire, *n. ov.*; la sphère a disparu, il n'en reste que quelques irradiations astériennes; noyau spermatique, *n. sp.*

FIG. **5.** Pronucléi développés, renfermant déjà quelques tronçons chromatiques épaissis au milieu de leur réticulum; ils sont refoulés à la périphérie de l'ovule par les enclaves vitellines.

FIG. **6.** Les deux pronucléi sont plus développés qu'au stade précédent; ils renferment des tronçons plus épais au milieu d'un réseau de linine dérivé de la désagrégation d'une partie du réticulum nucléaire Les deux centrosomes ont apparu d'emblée, chacun en connexion avec un des pronucléi; pas de Centralspindel.

FIG. **7.** Même stade un peu plus avancé.

FIG. **8.** Même stade; les centrosomes, en connexion chacun avec un des pronucléi, sont reliés par une espèce de fuseau central, qui est formé non par une centrodesmose, mais par la fusion des rayons des deux asters.

FIG **9.** Même stade En examinant les coupes successives, on voit que les centrosomes sont rapprochés l'un de l'autre et en rapport chacun avec un des pronucléi. Tronçons nucléiniens persistants qui vont former le peloton de la première figure de segmentation.

FIG. **10.** Première figure de segmentation en train de se former : les tronçons persistants des deux pronucléi forment deux espèces de pelotons distincts.

FIG. **11.** Peloton plus épais et ramassé au centre de la figure achromatique.

[1] Ces trois figures 12, 13, 14, qui se trouvent au commencement de la Planche II, auraient dû se trouver sur la Planche I.

PLANCHE III.

FIG. **12**. Chromosomes individualisés et divisés longitudinalement. Les centrosomes sont plus grands que lors de leur première apparition, mais ils sont décolorés et forment une centrosphère claire ne renfermant pas de centriole.

FIG **13**. Étape plus avancée que la précédente; centrosomes également décolorés.

FIG. **14**. Métaphase de la première figure de segmentation; la division longitudinale, indiquée dans les FIG. **12** et **13**, s'achève et donne naissance à trois formes de chromosomes-filles d'après l'insertion variable des fibres fusoriales sur les deux moitiés longitudinales des chromosomes.

FIG. **15**. Anaphase de la première segmentation; trois formes de chromosomes-filles.

FIG. **16**. Fin de l'anaphase; centrosphères très développées, ne renfermant pas de centriole.

FIG. **17**. Couronnes polaires se transformant en noyaux; sillon circulaire au niveau de l'équateur du fuseau.

FIG. **18**. Stade un peu plus avancé; les centrosphères ont diminué de volume et sont aplaties.

FIG. **19**. Noyau reconstitué à structure réticulée; les irradiations astériennes et la centrosphère ont totalement disparu.

FIG. **20**. Deux noyaux reconstitués; pas d'aster ni de centrosome.

FIG. **21**. Une des deux premières cellules de l'embryon où les centrosomes viennent d'apparaître et qui se dispose à la deuxième segmentation. Tronçons épaissis du réticulum qui vont donner naissance aux chromosomes.

FIG. **22** Métaphase de la seconde segmentation; division longitudinale des chromosomes.

FIG. **23** Fin de l'anaphase de la seconde segmentation dans les deux premières cellules; les centrosomes ont déjà disparu; il n'y a que la convergence des irradiations astériennes aux pôles de la figure qui indique l'existence antérieure d'un centrosome.

TABLE DES MATIÈRES.

sp
a
sp
q
q
sp
a

1 2 3 4

sp
a
a b c d
e f g
5 6

a b c d e
f g h i j
7

sp
sp
sp
n.sp
n.sp
spc
spc.
spc.
spc.

8 9 10 11

Planche II.





R. Schockaert ad nat. delin

Lith. De Tollenaere Frères Brux.

F. Biesemans, Sculp.

LA

Formation des Chromosomes hétérotypiques

DANS LA SPOROGÉNÈSE VÉGÉTALE

III. La Microsporogénèse de Convallaria maialis,

PAR

Jules BERGHS,

DOCTEUR EN SCIENCES, ASSISTANT DE BOTANIQUE.

INSTITUT CARNOY, LOUVAIN. — LABORATOIRE DU PROF. GRÉGOIRE.

(*Mémoire déposé le 25 octobre 1904.*)

La Formation des Chromosomes hétérotypiques

DANS LA SPOROGÉNÈSE VÉGÉTALE

Dans deux notes précédentes touchant l'origine des chromosomes hétérotypiques, nous sommes arrivé aux conclusions suivantes :

1° Les deux chromosomes-filles de chacun des chromosomes définitifs hétérotypiques représentent deux « moitiés longitudinales » du *spirème épais.*

2° Ce *spirème épais* prend lui-même naissance par l'accolement *de filaments minces, deux à deux*, durant le synapsis. Ce sont ces filaments qui reparaissent à la « division longitudinale » du spirème; d'autre part, ces filaments représentent les chromosomes somatiques de la dernière télophase sporogoniale.

Nous avons conclu que la première figure, la figure hétérotypique, en séparant les chromosomes-filles définitifs I, sépare en réalité des chromosomes somatiques complets et est ainsi réductionnelle dans le vrai sens du mot (1).

Nous allons reprendre une étude semblable sur la formation du pollen de *Convallaria*, et nous aboutirons, disons-le dès maintenant, aux mêmes conclusions.

A. Formation des chromosomes définitifs aux dépens du spirème épais.

La FIG. **12** montre le spirème définitif. Nous sommes en présence de *segments chromatiques* paraissant indivis dans le sens de leur épaisseur. Ils viennent de se dégager du grumeau synaptique des FIG. **10** et **11**. On y observe de nombreuses extrémités libres. Plusieurs d'entre elles sont certainement comprises entre les deux plans externes

---

(1) Cfr. GRÉGOIRE : *La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation;* La Cellule, t. XXI, 2e fasc., 1904.

de la coupe. Le peloton n'est donc pas continu; les chromosomes sont, de même que dans les cinèses somatiques, individuels dès ce moment (1).

Dans la FIG. **13**, on voit le spirème légèrement épaissi. Des fentes longitudinales très nettes s'y observent. C'est le « *clivage longitudinal* » qui débute. Celui-ci, dans la FIG. **14**, est entièrement achevé, et le stade *strepsinema* est atteint. Les moitiés de clivage sont souvent entortillées et montrent des écartements considérables, manifestant par là une grande indépendance mutuelle. Elles sont encore plus ou moins irrégulières et leur condensation est incomplète.

Cette condensation et l'épaississement qui en résulte s'y accentuent ensuite, et bientôt on constate avec plus de facilité la présence des chromosomes libres et individualisés, constitués chacun de deux filaments entrelacés, produits par « la division longitudinale », FIG. **15**.

Les FIG. **15** à **19** représentent les chromosomes, constitués toujours de leurs « moitiés longitudinales », s'épaississant graduellement et se raccourcissant de plus en plus.

Enfin dans la FIG. **20**, ils possèdent leur forme définitive.

La sériation que nous venons de donner est tout à fait complète et ne présente aucune lacune : les divers stades en sont échelonnés régulièrement, les uns après les autres, dans les loges anthériques et de plus se rattachent sans aucun hiatus les uns aux autres en une série tout à fait continue. Durant toute cette évolution de l'élément chromosomique, nous ne voyons, à aucun moment, disparaître la fente longitudinale. Nous la suivons depuis son apparition jusque dans les bâtonnets définitifs, où elle sépare les deux chromosomes-filles.

Notre série de figures montre donc encore nettement que dans le *Convallaria*, de même que dans le *Lilium speciosum* et l'*Allium fistulosum*, *les deux chromosomes-filles des chromosomes définitifs sont bien les « moitiés longitudinales » du spirème* (2).

Le *Convallaria* n'est donc pas non plus susceptible de l'interpré-

(1) Nous avons déjà fait remarquer dans notre mémoire précédent que, sous le nom de *spirème*, nous désignons non pas un peloton continu unique, mais l'*état spirématique* des tronçons chromosomiques, individuels dès le début.

(2) M. Grégoire a bien voulu nous montrer une lettre que lui avait écrite M. Guignard au sujet de la question actuelle, et dans laquelle le savant professeur lui annonce qu'après avoir examiné de nouveau ses préparations de *Naias* et de *Lilium*, il est demeuré convaincu de l'opinion qu'il a émise en 98, faisant dériver les chromosomes-filles 1 *de la division longitudinale du spirème épais*.

tation de DIXON, 95 et 01, ni de celle de FARMER-MOORE, 03 [1]. Nous avons, à propos du *Lilium* et de l'*Allium*, présenté plusieurs remarques au sujet de ces interprétations.

Depuis lors a paru le nouveau travail de STRASBURGER, 04. Comme FARMER et MOORE, l'auteur admet que les bâtonnets-filles hétérotypiques sont des portions transversales du *spirème épais*, repliées l'une sur l'autre; mais il se sépare de ces auteurs touchant les détails des phénomènes. Voici comment, d'après l'éminent professeur de Bonn, prennent naissance les chromosomes-filles I. Le spirème continu ébauche un clivage longitudinal (*Galtonia*) ou l'achève (*Tradescantia* et *Lilium*). Mais ce clivage s'efface plus ou moins tôt, et le spirème subit un épaississement notable et se raccourcit. Il se fragmente ensuite par segmentation transversale en le nombre réduit de chromosomes. Chacun de ceux-ci s'étrangle en son point médian et les moitiés ainsi produites se replient l'une vers l'autre et se rapprochent graduellement. Elles prennent finalement les positions si souvent décrites pour les bâtonnets-filles des chromosomes mûrs de la première cinèse. Le premier fuseau sépare ces moitiés et dès la métaphase réapparaît la division longitudinale indiquée primitivement, puis oblitérée dans le peloton. L'auteur établit son interprétation surtout sur des coupes de *Galtonia* et l'étend au *Lilium* et au *Tradescantia*. GRÉGOIRE, 04, a déjà examiné cette opinion de STRASBURGER. Il a montré que les phénomènes, tels qu'ils se passent dans l'*Allium* et le *Lilium*, ne concordent pas avec cette interprétation. Il a montré aussi que les figures de STRASBURGER dans le *Galtonia* peuvent s'interpréter autrement que ne le fait le savant auteur.

Nous ajouterons ici que l'interprétation de STRASBURGER ne s'applique pas non plus au *Convallaria*; la sériation des aspects montre d'abord l'apparition de la fente longitudinale dans le spirème épais et ensuite le raccourcissement graduel des deux moitiés ainsi produites jusqu'au moment où elles sont devenues les chromosomes-filles I. Cette sériation ne laisse place à aucun doute [2].

ROSENBERG, 04, a décrit aussi récemment, pour la formation des chromosomes hétérotypiques de *Drosera rotundifolia*, un processus tout

---

[1] Elle est incompatible au même titre avec les interprétations de SCHAFFNER, 95 et 01, GREGORY, 04, et WILLIAMS, 04, qui se rapprochent de celles que nous venons de citer.

[2] Nous avons récolté cette année un matériel abondant de *Galtonia* et de *Tradescantia*, qui nous permettra de reconstituer aussi la sériation pour ces deux plantes.

spécial consistant dans le rapprochement et la juxtaposition de deux chromosomes *tout formés et d'abord entièrement séparés.* L'auteur ne propose cette interprétation que pour les plantes à chromosomes courts, et réclame pour les cinèses à bâtonnets longs la sériation que nous avons établie pour l'*Allium fistulosum* et que nous venons de confirmer dans le *Convallaria*. Nous n'avons donc pas à nous y arrêter plus longuement [1].

B. Formation du spirème définitif aux dépens du réseau nucléaire.

La FIG. 1 montre un noyau sur le point d'entrer en synapsis. Un grand nombre de noyaux voisins, dans la même loge, sont déjà en pleine contraction.

Nous avons démontré précédemment que le noyau de la cellule-mère d'*Allium fistulosum*, au début des phénomènes cinétiques, est rempli de filaments chromatiques minces, presque entièrement libres d'anastomoses latérales, et que ce sont ces filaments qui subissent la contraction synaptique. Ici, par suite de l'extrême abondance de l'élément chromosomique, la structure du noyau microsporocytaire est difficile à démêler. Toutefois, on peut dire que la structure filamenteuse domine; des lignes nombreuses se dessinent vivement dans le système chromatique réticulé et tranchent sur les anastomoses. Les filaments qu'on suit ainsi sont irréguliers, étirés et courent en zig-zag dans la cavité nucléaire.

Dans la FIG. 2, on voit tout l'appareil chromatique ramassé en une boule compacte, à aspect granuleux : quelques filaments dépassent le grumeau et échappent à la contraction.

Quelque temps plus tard, FIG. 10, le noyau est toujours en synapsis. Seulement, les filaments sont plus gros et paraissent lisses. Bientôt, on voit ce grumeau se détendre, FIG. 11, et donner le spirème épais, typique, tel que la FIG. 12 le représente. C'est ce stade qui a été notre point de départ dans la première partie de ce mémoire.

Telle est la sériation des stades qui, dans le noyau microsporocytaire, amènent la formation du spirème épais aux dépens du réseau

---

[1] Des préparations sont déjà faites de *Drosera rotundifolia*, *Narthecium ossifragum*, *Equisetum limosum*, dans le but de vérifier cette opinion que ROSENBERG propose pour les microsporocytes à bâtonnets isodiamétraux.

chromosomique quiescent. Elle est la même que celle exposée déjà pour l'*Allium fistulosum*.

Le fait important durant cette évolution est le stade de contraction synaptique, FIG. 1 à 9. Il se fait remarquer par deux choses :

1° Le parallélisme des filaments deux à deux et leur rapprochement par paires. Ce phénomène s'observe avec une plus grande facilité dans les fonds de noyau, où le rasoir n'a emporté qu'une mince calotte de la boule synaptique, FIG. 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9.

2° Ce stade se fait surtout remarquer par un mélange de filaments épais et de filaments minces dans un même noyau, les filaments épais possédant une épaisseur double de celle des filaments minces.

Nous avons déjà montré, pour l'*Allium*, que des aspects semblables ne s'expliquent que par *l'accolement de filaments minces, deux à deux, aboutissant à donner le spirème épais.*

Les considérations que nous avons fait valoir alors s'appliquent ici entièrement. Il est certain, d'abord, que ce stade de synapsis à filaments minces parallèles se place entre le stade à filaments minces du début, FIG. 1 et 2, et le stade de spirème épais, FIG. 10, 11 et 12. Il semble ensuite que la seule explication plausible de ces apparences, c'est d'admettre l'accolement, deux à deux, des filaments minces. Nous nous permettons de renvoyer le lecteur à notre mémoire sur l'*Allium*.

Nous insistons toutefois spécialement ici sur le second fait, mentionné plus haut, nous voulons dire le mélange de filaments minces et de filaments épais. Étant donnée la présence des dualités dont nous avons parlé, en même temps que pareil mélange, il semble que les dualités elles-mêmes soient le secret de ce mélange.

Dans son récent travail, STRASBURGER reconnaît aussi l'importance du stade de contraction synaptique. Mais il y décrit des phénomènes tout différents de ceux que nous venons d'analyser. C'est dans le *Thalictrum purpurascens* (pollinogénèse) que l'auteur a surtout étudié le synapsis.

L'appareil chromatique de la cellule-mère y possède, d'après STRASBURGER, la forme d'un système filamenteux à substratum lininien supportant la nucléine. Lors de la contraction synaptique, la chromatine abandonne son substratum et se résout en granules. Ceux-ci s'accumulent en certains centres, dont le nombre égale celui des chromosomes réduits (gamocentres). Ces amas se condensent ensuite en blocs compacts, s'allongent légèrement et s'étranglent par le milieu en deux parties. Puis

la chromatine coule de nouveau sur les filaments achromatiques, et ceux-ci produisent le spirème, qui se dégage de la contraction synaptique. La distinction des gamocentres se perd dans la continuité de ce spirème. Surviennent alors les phénomènes que nous avons rappelés plus haut, le clivage longitudinal, l'oblitération de la fente ainsi produite, la segmentation transversale du peloton, et l'étranglement des chromosomes, qui n'est autre que la réapparition de celui des gamocentres.

La formation des « chromosomes hétérotypiques » ne consisterait donc pas, d'après Strasburger, dans la conjugaison deux à deux de chromosomes ou de filaments chromosomiques somatiques, mais plutôt elle consisterait dans la réunion deux par deux de différents lots de granules chromatiques.

De ce qui précède, il résulte que cette interprétation ne s'applique pas au *Convallaria*, et il faut dire la même chose de l'*Allium*, d'après notre mémoire précédent. Dans les deux cas, les filaments synaptiques sont entièrement chromatiques. Nous ne voyons jamais la chromatine les abandonner, pour s'accumuler en « gamocentres ».

D'ailleurs, la description que nous avons donnée, pour le *Lilium*, l'*Allium* et le *Convallaria*, de la formation des chromosomes définitifs aux dépens du spirème épais suffit à montrer que l'interprétation proposée par Strasburger pour le synapsis ne peut pas, dans la forme où elle est exposée par son savant auteur, s'appliquer à ces plantes. En effet, de cette interprétation, il résulte que les chromosomes-filles doivent représenter des *tronçons transversaux du spirème*. Or, nous avons vu que les chromosomes-filles sont des moitiés longitudinales du spirème épais.

Nous admettons donc dans le *Convallaria*, comme dans le *Lilium* et l'*Allium*, que les filaments minces du début s'accolent deux à deux, donnent ainsi naissance au spirème épais et reparaissent plus tard, lors de la soi-disant division longitudinale de ce spirème. Cela étant, il nous semble évident ici encore que chacun de ces filaments minces du début représente un chromosome somatique complet et que par conséquent la cinèse hétérotypique, en séparant les « moitiés longitudinales » des tronçons spirématiques, sépare en réalité des chromosomes somatiques complets (1).

(1) Cfr. Grégoire : *La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation;* La Cellule, t. XXI, 2d fasc., 1904.

CONCLUSIONS.

Les faits décrits pour le *Convallaria* confirment en tous points les conclusions que nous avons déduites de nos observations précédentes sur l'*Allium fistulosum* et le *Lilium speciosum.*

1° Les deux chromosomes-filles, qui constituent le chromosome hétérotypique mûr, représentent deux *moitiés longitudinales* d'un tronçon spirématique épais.

2° Le « spirème épais » est produit par *accolement longitudinal* de filaments chromosomiques minces, deux à deux.

3° Cet accolement se produit lors de la contraction synaptique et se défait au stade strepsinema, en l'« apparente division longitudinale ».

4° La cinèse hétérotypique est une *cinèse réductionnelle* séparant vers les deux pôles des chomosomes somatiques complets.

BIBLIOGRAPHIE.

1904 *Grégoire* : La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation; La Cellule, t. XXI, 2d fasc.

1904 *Gregory* : The reduction Division in Ferns; Proc. of the Roy. Soc., v. LXXIII.

1904 *Rosenberg* : Ueber die Reduktionstheilung in Drosera; Med. fr. Stockholm's Högskolas Bot. Institut.

1895 *Schaffner* : Contribution to the life-history of Lilium philadelphicum; Bot. Gaz.

1901 » : A contribution to the life-history and cytology of Erythronium; Bot. Gaz.

1904 *Strasburger* : Ueber Reduktionsteilung; Sitz. Ber. der K. Preuss. Akad. der Wiss.

1904 *Williams* : Studies in the Dictyotaceae; Ann. of Bot.

1904 *Berghs* : La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale, I; La Cellule, t. XXI, fasc. 1.

1904 » : Idem, II; La Cellule, t. XXI, fasc 2.

EXPLICATION DES FIGURES.

Nous nous sommes servi de l'objectif apochromatique d'ouverture 1,30 *de* ZEISS *et de l'oculaire compensateur* 12. *Tous nos dessins ont été pris à la chambre claire, le papier à dessiner étant placé au niveau de la table de travail.*

FIG. **1.** Noyau microsporocytaire au sortir du stade d'accroissement. — La contraction synaptique débute. — Filaments nucléiniens minces.

FIG. **2.** Le « grumeau synaptique » est constitué.

FIG **3** à **9**. Stade de contraction synaptique. — Mélange de filaments minces et épais. — Parallélisme de filaments deux à deux, dualités.

FIG. **10.** Le grumeau synaptique constitué par des filaments épais.

FIG. **11.** Déroulement du grumeau synaptique épais.

FIG. **12.** Le stade spirème ainsi produit.

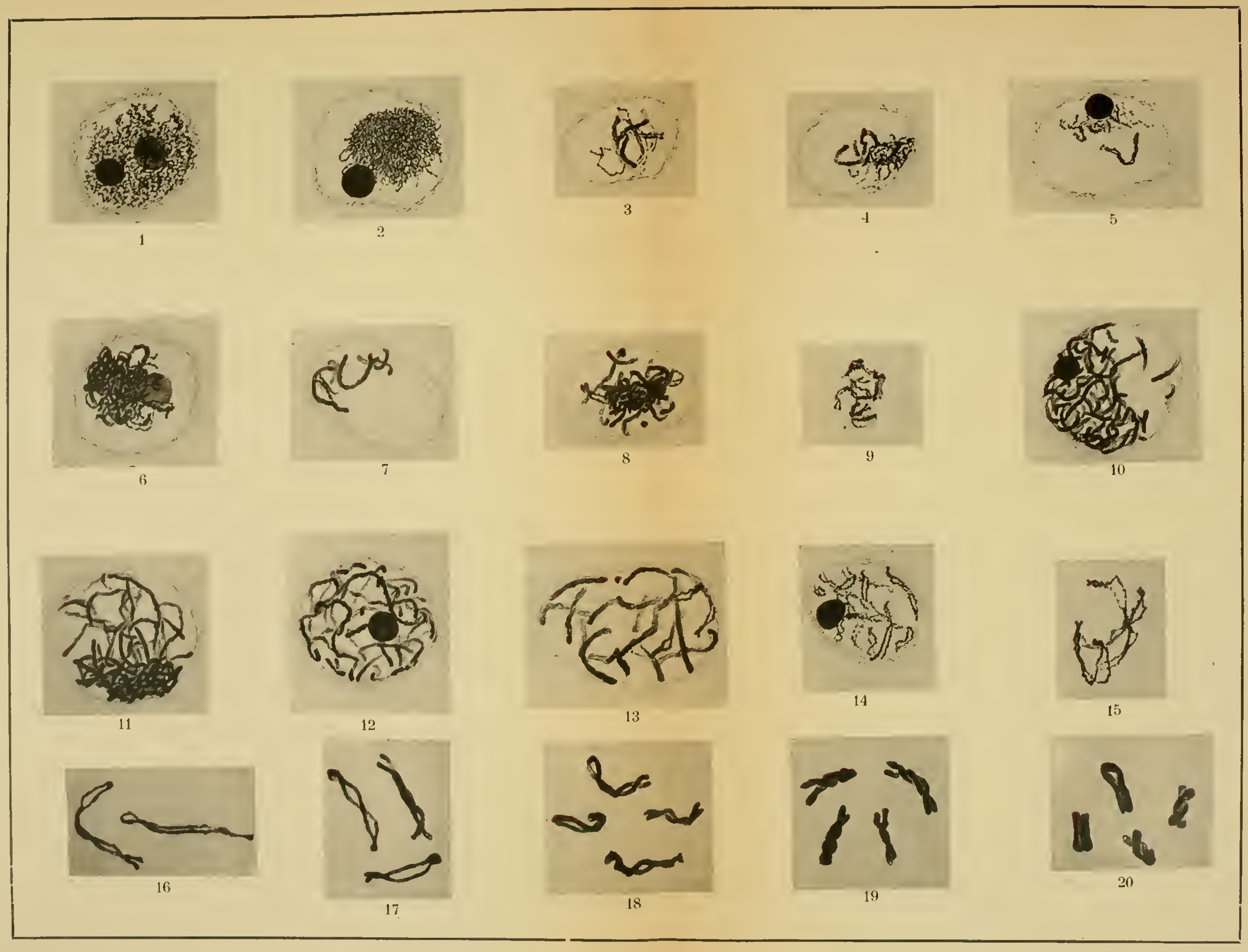
FIG. **13.** Débuts du « clivage longitudinal ».

FIG. **14.** Stade « strepsinema » résultant du clivage longitudinal achevé.

FIG. **15** Chromosomes entiers au sein du strepsinema.

FIG. **16** à **19**. Épaississement progressif des chromosomes.

FIG. **20.** Chromosomes presque achevés.



J. Berghs, ad. nat. delin.

L. L. Lagaert, Brux.

Nucléole et Chromosomes

DANS LE MÉRISTÈME RADICULAIRE

de Solanum tuberosum et Phaseolus vulgaris

PAR

Thomaz MARTINS MANO.

INSTITUT CARNOY, LOUVAIN. — LABORATOIRE DU PROF. GRÉGOIRE.

(*Mémoire déposé le* 4 *novembre* 1904.)

Nucléole et Chromosomes

DANS LE MÉRISTÈME RADICULAIRE

de Solanum tuberosum et Phaseolus vulgaris.

L'année dernière, GRÉGOIRE et WYGAERTS [1] ont analysé, — chez le *Trillium*, — la reconstitution télophasique des noyaux et la formation des chromosomes prophasiques dans les cinèses somatiques végétales.

Entre autres conclusions, les auteurs ont établi que, à la télophase, sans l'intervention d'un peloton continu et après un stade de » tassement polaire «, chaque chromosome devient un réseau élémentaire et que le réseau total n'est que l'ensemble des réseaux chromosomiques, c'est-à-dire un » réseau de réseaux «. Inversement, à la prophase, le réseau se décompose à nouveau en des réseaux partiels ou réseaux chromosomiques, qui, par concentration graduelle, deviennent les bâtonnets définitifs ; les chromosomes sont dès le début individuels et ne se trouvent à aucun moment réunis en un peloton continu. Les bâtonnets ne sont pas constitués par un alignement de disques chromatiques sur un substratum achromatique et la division longitudinale consiste simplement dans le clivage du ruban chromosomique.

De plus, les auteurs se prononcent pour l'hypothèse de l'autonomie des chromosomes.

---

(1) GRÉGOIRE et WYGAERTS : *La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques, I;* La Cellule, t. XXI, fasc. 1er.

Peu de temps après paraissait un travail de Wager [1], où l'auteur arrivait à des conclusions toutes différentes sur l'origine de la structure nucléaire quiescente et sur la reformation des bâtonnets prophasiques.

D'après Wager, les chromosomes de la télophase, réunis d'abord les uns aux autres par un réseau lininien, se fusionneraient graduellement ensemble et deviendraient ainsi un volumineux nucléole. A la prophase, le réseau nucléaire, qui en dehors du nucléole remplit le noyau, emprunterait de la substance chromatique au nucléole lui-même, se transformerait alors en un peloton continu, qui plus tard seulement se scinderait en chromosomes. L'auteur ne tranche pas la question de l'origine et de la formation du réseau extranucléolaire à la télophase. Il dit toutefois que les chromosomes se fusionnent, au début de la télophase, en une masse, aux dépens de laquelle se différentient le réseau et le nucléole. D'autre part, il admet que peut-être certaines portions de l'appareil achromatique entrent dans la constitution de ce réseau.

Quoi qu'il en soit, il est certain, d'après la description de Wager, que les *chromosomes se fusionnent* en un nucléole et que par conséquent, si le *réseau extranucléolaire* est formé aux dépens de la substance chromosomique, *il ne peut représenter qu'une partie de celle-ci.*

Les recherches de Wager ont porté sur des cellules à petits bâtonnets et à volumineux nucléole. Les observations de Grégoire, au contraire, s'adressaient à des objets à bâtonnets longs. C'est pourquoi M. le Professeur Grégoire nous a demandé d'étudier à notre tour des objets semblables à ceux de Wager, dans le but de voir si le schéma qu'il a établi pour le *Trillium* et qu'il a vérifié dans la suite sur beaucoup de plantes ne s'applique pas aussi, avec quelques modifications, au cas de cellules à bâtonnets courts.

Disons dès maintenant que nous aurons à confirmer complétement la description de Grégoire dans ses traits essentiels.

Notre but n'est donc pas ici d'étudier la nature chimique et le rôle du nucléole. Nous voulons simplement nous rendre compte de ses rapports *morphologiques* éventuels avec les chromosomes.

De plus, nous négligerons ici certains points de la télophase et de la prophase, complétement élucidés dans le *Trillium*, mais qui sont moins nets dans nos objets.

---

(1) Wager : *The nucleolus and nuclear division in the Root-apex of Phaseolus;* Ann. of Bot., XVIII, Jan. 1904.

Nous avons étudié le *Phaseolus (vulgaris* et *multiflorus)*, et le *Solanum tuberosum*.

Cette dernière plante, tout en ressemblant notablement au *Phaseolus*, présente cependant certains détails avec plus de clarté. Nous avons fait germer les graines et les tubercules à des températures diverses, de 18 à 23°, sans constater que cette diversité de température produisit des différences appréciables dans les éléments cellulaires.

Nous avons traité nos objets par les liquides fixateurs de HERMANN, BOUIN et PERENYI. C'est celui de HERMANN qui nous a donné les meilleurs résultats.

Nos coupes ont été faites à 5 et 7 1/2 μ.

Pour les colorations, nous avons employé l'hématoxyline de HEIDENHAIN avec et sans rouge Congo et Bordeaux, la safranine et vert lumière (BENDA), l'hématoxyline DELAFIELD avec acide picrique, etc.

Le système HEIDENHAIN nous a montré avec plus de netteté les plus fins détails de la structure nucléaire.

Nos dessins ont été faits à la chambre claire, à l'aide de l'objectif 1.15 semi-apochromatique à immersion homogène de KORITSKA et de l'oculaire compensateur 18.

Tout ce travail a été conduit et achevé sous la direction de M. le Professeur V. GRÉGOIRE, à qui nous tenons à marquer ici notre vive reconnaissance.

Nous ne referons pas l'histoire bibliographique du sujet. Nous renvoyons le lecteur à l'exposé très complet qu'en a fait H. WAGER. Nous ne mentionnerons ici spécialement qu'un mémoire de NÉMEC [1], auquel nous aurons parfois à nous rapporter. Nous étudierons d'abord le *repos* dans les deux objets, parce que c'est au sujet de ce stade que se posent les questions qui seront résolues surtout par la télophase, que nous décrirons après le repos.

---

(1) NÉMEC : *Ueber Kern- und Zellteilung bei Solanum tuberosum;* Flora, 1899.

I. Noyau au repos.

Les aspects de ce stade varient un peu suivant la zone où on les étudie dans le sommet de la racine.

Dans le plérome et le périblème de la zone à divisions actives, les noyaux présentent d'ordinaire la structure suivante.

Au centre d'une grande cavité remplie d'un liquide hyalin, ne se colorant jamais par aucun des réactifs que nous avons employés, se trouve plongé un gros nucléole, FIG. I et II, 2 et 3 [1].

Ce liquide, qui semble n'être pas analogue à l'enchylème qui baigne le réseau chromatique, repousse ce réseau vers la périphérie de la cavité nucléaire, le serrant assez fortement contre la membrane et le réduisant par conséquent à une mince couche pariétale. C'est cet aspect que représentent les FIG. I et 1. La FIG. I*a* montre un noyau en coupe radiale optique. Elle ne représente à peu près qu'un seul plan. La FIG. I*b* montre au contraire le fond du noyau, c'est-à-dire la calotte réticulaire périphérique qui entoure la vacuole périnucléolaire. Nous disons : vacuole périnucléolaire; c'est bien ainsi qu'il faut considérer la sorte de poche dans laquelle est contenu le nucléole : en effet, on voit souvent une sorte de membrane à sa limite externe, FIG. I*a*. NÉMEC a observé le même phénomène, fig. 2, 4, 5.

Parfois, on observe des filaments minces rayonnant du nucléole et venant s'attacher au réseau périphérique, FIG. 3 et I*a*. WAGER attribue une assez grande importance à ces travées d'union. Elles démontreraient que » the nucleolus appears to form a part of the nuclear network «.

L'étude de la télophase nous montrera que ces travées, — qui d'ailleurs sont loin d'être générales [2], — n'ont pas cette signification. Nous verrons en effet que le nucléole, bien que ne provenant pas des chromosomes, naît parfois en contact assez intime avec ceux-ci, lors de leur transforma-

---

(1) Nous désignons par des chiffres romains les figures se rapportant au *Solanum* et par des chiffres arabes les figures du *Phaseolus*.

(2) WAGER fait remarquer que ces « suspending fibres » n'apparaissent que dans les coupes bien colorées. Nous devons dire que, dans nos objets, même sur les préparations les mieux réussies, ces travées n'apparaissent qu'assez rarement, et cela quelle que soit la coloration employée. NÉMEC n'en dessine d'ailleurs aucune dans le *Solanum* et montre toujours le nucléole isolé dans une vacuole périnucléolaire très nettement limitée.

tion en réseau, après le tassement polaire. Or, par suite de ce contact intime du nucléole avec les filaments réticulaires, quelques-uns de ces derniers demeurent accolés au nucléole, tout en conservant en même temps leur union avec le réseau général de la périphérie, dont ils font partie et qui se trouve repoussé contre la membrane par le liquide périnucléolaire.

Cette manière de considérer ces travées d'union est confirmée par le fait que souvent, par suite de l'étirement que leur fait subir l'accroissement de la vacuole périnucléolaire, elles se brisent en leur partie moyenne, et il ne demeure plus de ces filaments que la portion centrale accolée au nucléole, FIG. I*a*, l'autre portion étant allée se réunir au réseau de la périphérie. Nous interprétons de la même façon la fig. 6*a* de WAGER.

Revenons au *réseau chromatique*.

Lorsque le repos est atteint, le réseau est, au total, assez peu coloré dans les zones que nous décrivons en ce moment. On y distingue très clairement des portions plus colorées; toutefois, celles-ci ne constituent pas des granulations autonomes, c'est-à-dire des corpuscules indépendants d'un substratum achromatique, sur lequel ils seraient *fixés*, auquel ils seraient attachés. Ces portions plus colorées représentent simplement, ainsi que GRÉGOIRE l'a démontré pour le *Trillium*, des « *renflements nodaux* » imitant parfois des granulations autonomes. Ces pseudo-granulations sont très apparentes dans la FIG. 1 de *Phaseolus* et les FIG. I et II de *Solanum*. Celles qui paraissent plus prononcées contre la membrane nucléaire sont la coupe transversale de certaines portions du réseau et, si elles semblent plus foncées, c'est qu'on les observe en profondeur.

Les noyaux de la région sous-méristématique et de la coiffe apparaissent quelque peu différents des noyaux normaux que nous venons de décrire. Dans ces derniers, il n'y a qu'un seul nucléole et le réseau est régulier, les granulations très restreintes. Au contraire, sous la coiffe et dans la région sous-méristématique, il y a souvent deux et même trois nucléoles, FIG. IV. De plus, le réseau chromosomique, plus serré dans son ensemble, se montre parsemé de renflements colorés plus développés que dans les noyaux méristématiques.

Structure du nucléole. Nous l'avons déjà dit, la description approfondie des variations de forme et de structure du nucléole n'entre pas dans notre plan. Nous n'en dirons que quelques mots. En certains noyaux, le

nucléole se montre souvent creusé d'un plus ou moins grand nombre de vacuoles. Dans quelques endroits, tous les nucléoles présentent une seule grande vacuole, FIG. II, 2 et 4; plus loin, on observe deux ou trois vacuoles, FIG. 3, et quelquefois, plus rarement, elles deviennent extrêmement nombreuses, jusqu'à présenter les aspects de la FIG. III. La forme totale est aussi assez variable; elle est souvent à peu près sphérique, présentant parfois de petites proéminences périphériques dues probablement à l'étirement que nous avons dit se produire par suite de l'accolement de quelques portions des filaments réticulaires avec le nucléole.

II. Télophase.

A. *Formation du réseau chromosomique.*

Nous décrivons la télophase à partir du » tassement polaire « tel qu'il a été défini par GRÉGOIRE, c'est-à-dire le stade où les chromosomes-filles, arrivés au pôle du fuseau, sont tellement serrés les uns contre les autres par suite de leur convergence vers le point polaire, qu'on ne peut que difficilement distinguer leurs contours. Le tassement est surtout prononcé dans les cellules à bâtonnets très nombreux, comme c'est ici le cas [1]. Les bâtonnets semblent ne former qu'une masse sans limites internes, accumulée en forme de couronne ou de large anneau aux pôles du fuseau [2].

Néanmoins, dans les coupes où la décoloration a été soigneusement amenée à point, on peut distinguer encore l'individualité des chromosomes et constater qu'ils ne sont pas fusionnés ensemble, mais seulement serrés étroitement les uns contre les autres, FIG. 15, 16, et XVIII [3].

Ici, de même que dans le *Trillium*, l'individualité des chromosomes est donc certainement conservée au sein du tassement polaire. Elle n'est

---

(1) Les chromosomes semblent être au nombre de 34 dans le *Solanum*, ainsi qu'on peut le déduire de la FIG. XVII, qui représente une couronne équatoriale vue du pôle. NÉMEC en a compté environ 36.

(2) Celui-ci, dans nos objets, ne présente jamais, aux stades avancés, un sommet aigu. Cela est dû probablement au grand nombre lui-même de bâtonnets, amenant forcément un élargissement du fuseau; celui-ci, en effet, depuis le début jusqu'au stade de couronne équatoriale, se termine en deux pointes bien précises, FIG. XV et XVI.

(3) Nous dirons, plus loin, un mot des granulations dont le protoplasme est parsemé à partir de la métaphase.

d'ailleurs éclipsée que pour un moment. On voit en effet les chromosomes reparaître bientôt distinctement lorsque, la concentration polaire s'effaçant, ils se détendent dans la vacuole nucléaire en formation. Celle-ci ne tarde pas à se produire grâce au dépôt d'enchylème nucléaire qui se fait au sein de l'amas chromosomique. On voit alors les bâtonnets se relâcher de leur union étroite. Seulement ils sont, dès ce moment, réunis en un réseau, FIG. 17 et XIX à XXIII.

La genèse de ce réseau n'est pas difficile à démêler. GRÉGOIRE et WYGAERTS ont montré que, dans le *Trillium*, les chromosomes du tassement polaire, au moment où ils se relâchent dans la cavité nucléaire naissante, demeurent rattachés latéralement les uns aux autres par des anastomoses qui ne sont pas autre chose que des portions marginales des chromosomes restées adhérentes d'un bâtonnet à l'autre et plus ou moins étirées. C'est ainsi que les bâtonnets se trouvent réunis en un réseau.

Le procédé est essentiellement le même dans nos objets : c'est, là aussi, par l'étirement des portions chromosomiques demeurées en contact entre bâtonnets voisins, que ceux-ci se trouvent réunis en réseau. Seulement, les bâtonnets du *Solanum* et du *Phaseolus* sont très petits; c'est pourquoi les anastomoses, au lieu de se présenter sous la forme de *protubérances latérales des chromosomes*, ne sont autre chose que *le corps même de ceux-ci plus ou moins étiré.* Et c'est là ce qui explique l'aspect des FIG. 17 et XIX et suivantes.

Nous insistons sur la formation de ce réseau aux dépens des bâtonnets; nous allons en voir l'importance dans l'étude de la question actuelle.

En dehors de leur étirement et de leur allongement, les chromosomes du *Solanum* et du *Phaseolus* ne subissent pas de grandes modifications de structure. Ils ne sont pas, de même que ceux du *Trillium*, transformés par alvéolisation en des réseaux élémentaires compliqués. Leur corps se creuse seulement parfois de quelques cavités vacuolaires.

Dans la description précédente, nous n'avons fait aucune mention d'un *peloton-fille*. C'est qu'en effet il ne s'en forme à aucun moment. Jamais, il ne se produit une mise bout à bout des chromosomes du diaster. Du tassement polaire, où les bâtonnets ont leurs extrémités libres, on passe *directement* à un réseau formé des mêmes bâtonnets étirés et diversement anastomosés. Nous verrons d'ailleurs, avec plus d'évidence encore, qu'il n'y a pas de peloton-mère à la prophase.

B. *Évolution ultérieure du réseau. — Formation du nucléole.*

La description précédente ne s'écarte pas très notablement de celle de Wager. L'auteur a observé aussi le tassement polaire, fig. 27, et ensuite l'écartement, dans la cavité nucléaire, des chromosomes réunis en un réseau. La différence, touchant ce stade, entre la description de l'auteur anglais et la nôtre concerne l'origine des travées d'union entre les chromosomes. Wager, en effet, nous l'avons vu, ne s'appesantit pas sur cette question et considère ces travées comme un réseau *de linine.* Nous avons vu, au contraire, qu'elles doivent leur origine simplement à l'étirement de portions chromosomiques demeurées en contact d'un bâtonnet à l'autre. Ajoutons, d'ailleurs, que Wager lui-même a noté que ces travées se colorent intensément.

C'est à partir de ce moment surtout que nos observations s'écartent considérablement de celles de Wager.

D'après l'auteur anglais, les chromosomes, maintenant réunis en un réseau, se fusionneraient graduellement en masses nucléolaires de plus en plus volumineuses, et le reste du réseau se décolorerait rapidement.

Nous allons voir que *le nucléole se forme indépendamment du réseau chromosomique, du moins au point de vue morphologique.*

Seulement, le réseau, au fur et à mesure de la formation du nucléole, se trouve repoussé de plus en plus vers la membrane nucléaire et se décolore graduellement.

C'est après le tassement polaire, alors que les bâtonnets se distendent et s'écartent les uns des autres, c'est alors qu'on voit apparaître, dans les espaces interchromosomiques, la première ébauche du nucléole. Celui-ci débute par le dépôt d'un certain nombre de petites gouttelettes en certains points de la cavité nucléaire. Elles sont d'abord plus ou moins incolores, puis elles se colorent progressivement, FIG. **18** et suivantes, XIX et suivantes.

Il n'y a pas dans la cavité nucléaire un endroit déterminé pour le dépôt de ces substances nucléolaires. Parfois cela se fait au centre, d'autres fois à la périphérie, sans aucun ordre, comme on peut le voir dans les *figures citées.* Quand elles se sont déposées en plusieurs endroits, elles confluent peu à peu, jusqu'à se fusionner en un seul nucléole, FIG. **19**, XXV, XXVI [1].

[1] Miss Merriman, dans l'*Allium*, décrit de la même façon la formation du nucléole, c'est-à-dire par l'apparition de gouttelettes entre les filaments réticulaires de la télophase. (*Vegetative cell-division in Allium;* Bot. Gaz., March 1904.)

Voici maintenant des phénomènes importants pour la compréhension de la structure du repos.

Au fur et à mesure qu'il grandit, le nucléole s'entoure d'une vacuole de plus en plus considérable, qui *repousse graduellement le réseau chromosomique* contre la membrane nucléaire, FIG. XXV*a* et XXVI*b*, et qui constitue la vacuole périnucléolaire dont nous avons parlé à propos du noyau quiescent. En même temps que le réseau est ainsi repoussé, on le voit se décolorer graduellement et bientôt la disposition du repos est atteinte.

Ces phénomènes de la *formation de la vacuole périnucléolaire* sont, disons-nous, fort importants. Ils expliquent comment certains aspects peuvent paraître appuyer l'opinion de la transformation des chromosomes en nucléole, sans avoir cependant cette signification. Les FIG. XXV et XXVI, XXV*a* et XXVI*b* sont fort instructives à cet égard. Les figures *a* et *b*, représentant une coupe optique passant par le centre du nucléole, sembleraient indiquer que fréquemment le réseau chromosomique des FIG. XIX-XXIII s'est transformé en nucléole. Cependant il n'en est rien. Nous avons, dans la FIG. XXV, à gauche, et dans la FIG. XXVI, à droite, représenté les noyaux des FIG. XXV*a* et XXVI*b*, mais dessinés d'après un plan passant par la périphérie nucléaire. On y voit nettement le réseau chromosomique très développé, mais rejeté à la périphérie et indépendant du nucléole. Les aspects semblables à ceux des FIG. XXV*a* et XXVI*b* sont donc dus non pas à l'agglutination des chromosomes en nucléole, mais à la formation autour du nucléole d'une vacuole qui repousse le réseau chromosomique.

Il est clair, d'après cette description, que le nucléole ne provient pas de la fusion de tous les bâtonnets ou d'une partie d'entre eux. En effet, d'abord le nucléole se forme et grandit en dehors du réseau qui représente les bâtonnets. De plus, nos figures montrent nettement le réseau chromosomique total situé en dehors du nucléole et cela à un stade où celui-ci a déjà atteint, à peu de chose près, les dimensions du repos.

Il y a pourtant des cas où l'on observe certains aspects qui, à première vue, semblent s'expliquer par la formation du nucléole aux dépens d'une partie au moins des chromosomes. Ce sont les aspects représentés par les FIG. **18** et **21**. Dans ces figures, on voit de grosses masses nucléolaires incorporées pour ainsi dire dans le réseau, et que l'on dirait, par conséquent, formées par la confluence de certains bâtonnets. Néanmoins ces figures n'ont pas cette signification. En effet, comme nous l'avons vu, dans beaucoup de cas, on observe très bien la distinction entre le nucléole et le réseau. Le

premier apparaît comme une masse incolore, à la *surface* de laquelle se rattachent des portions colorées du réseau. La disposition des FIG. **18** et **21** doit donc s'expliquer de la façon suivante : le dépôt nucléolaire, au lieu de se faire dans des espaces interchromosomiques, se produit *en contact avec le réseau lui-même* et il en résulte que le nucléole tout formé demeurera plus ou moins *attaché* à des portions du réseau. En un mot, soit que la substance nucléolaire se dépose en dehors du réseau, soit qu'elle se dépose en contact avec lui, elle a toujours une origine indépendante du réseau lui-même.

Nous venons de dire que le nucléole peut être attaché à certaines travées du réseau. Lorsque le liquide périnucléolaire se dépose, ces travées, par suite de la pression exercée sur les portions périphériques du réseau, s'effilent de plus en plus. Il peut même arriver qu'elles se brisent. Le nucléole apparaîtra alors pour ainsi dire hérissé des portions centrales de ces travées [1].

Nous verrons plus tard, à propos de la prophase, l'importance de ces aspects dus à la formation du nucléole en contact avec le réseau.

Le nucléole ne provient donc pas de la fusion des bâtonnets; mais, n'y a-t-il pas des *rapports de substance* entre eux? Nous avons vu, en effet, que, au fur et à mesure que grandissent le nucléole et la vacuole périnucléolaire, le réseau chromosomique se décolore. Cette décoloration est-elle due simplement à ce que les chromosomes subissent en ce moment une certaine distension de leur structure? Ou bien s'explique-t-elle par le fait que la substance chromatique quitterait les chromosomes et serait en rapport avec la formation du nucléole et de la vacuole qui l'entoure?

Nous ne tranchons pas la question, qui d'ailleurs nous paraît très difficile à résoudre. Il nous suffira d'avoir établi que dans le *Solanum* et dans le *Phaseolus*, de même que dans les objets à grands bâtonnets, *les chromosomes deviennent un réseau chromatique et ne se fusionnent pas en un nucléole.*

---

[1] Il pourrait peut être se faire que, dans certains cas, la tache nucléolaire enfermât, pour ainsi dire, certaines portions du réseau, c'est-à-dire certains chromosomes. Nous émettons cette idée comme une simple hypothèse. Nous avons, en effet, toujours constaté que le nucléole repousse le réseau et que, par conséquent, les liens entre celui-ci et le nucléole ne peuvent être que superficiels.

III. Prophase.

Avant d'exposer nos propres observations, rappelons d'abord celles de H. WAGER, dont elles s'écartent considérablement.

D'après l'auteur, les « *suspending fibres* » redeviennent graduellement plus épaisses et plus colorables. Cette transformation s'étend ensuite aux portions du réseau qui sont rattachées à ces « fibres » et de là à tout le réseau. WAGER explique ces phénomènes en admettant qu'il y a une « transference of nucleolar material to the nuclear thread ».

L'auteur ne pense pas, malgré certaines apparences, que le nucléole se transforme directement en chromosomes. Les bâtonnets proviennent du réseau, mais celui-ci reçoit du nucléole de la *substance chromatique* et demeure toujours en connexion avec le nucléole : cette connexion persiste parfois jusqu'à la formation du fuseau et la disparition de la membrane nucléaire. Plus tard, le peloton ou spirème se segmenterait transversalement en chromosomes, qui subiraient à l'équateur leur division longitudinale. Le nucléole, d'après WAGER, n'est pas employé tout entier à l'édification des chromosomes définitifs. Une partie fournit des matériaux à la constitution du fuseau et il en reste souvent des vestiges plus ou moins importants dans la figure achevée.

Nos observations s'écartent notablement de celles de WAGER. Nous allons les exposer dans les lignes suivantes.

1. Formation des chromosomes.

A. *Dans le Solanum.*

Suivons d'abord la série des phénomènes dans le *Solanum*.

Le premier début de l'activité cinétique se manifeste par l'apparition, dans le réseau nucléaire, de certains tractus plus colorés qu'au stade de repos. Ces tronçons présentent encore des contours très mal dessinés, FIG. V et VI. Ils sont irrégulièrement bosselés, ce qui leur donne un aspect granuleux. Ils sont réunis les uns aux autres, sans aucun ordre, par des anastomoses très capricieuses, par des parties moins colorées du réseau nucléaire. L'évolution ultérieure de l'élément chromatique consistera simplement en ce que ces tractus, ces chromosomes, ainsi que nous pou-

vons les appeler dès maintenant, vont subir une concentration de plus en plus accentuée de leur substance. Par le fait même, leurs contours vont se régulariser et devenir lisses, et en même temps les anastomoses, c'est-à-dire les parties plus minces et moins colorées qui sont attachées au corps des futurs bâtonnets, vont être progressivement rétractées vers l'axe de ceux-ci et, à la fin, chaque chromosome se présentera comme un ruban régulier et lisse, presque complétement isolé de ses voisins. C'est alors, avant l'arrangement des bâtonnets à l'équateur du fuseau, que se produira leur division longitudinale.

La FIG. V, comme nous l'avons dit, montre le début des phénomènes. On remarquera que, dès ce stade, les chromosomes futurs sont déjà bien reconnaissables. Dans la FIG. VI, la concentration des bâtonnets est déjà plus avancée; l'aspect granuleux disparaît et les anastomoses diminuent.

La FIG. VII, montrant, en coupe optique radiale, le même stade, fait bien voir que les éléments nucléaires ont encore conservé la position du repos. Aux stades des FIG. VIII et IX, les bâtonnets sont presque entièrement libérés de leurs anastomoses, mais n'ont pas encore achevé leur concentration : celle-ci se poursuit et se termine dans les FIG. X, XI, XII et XIII (1).

En même temps que ces phénomènes s'accomplissent, on observe, FIG. XI et XIII, le premier début de la division longitudinale (2). Néanmoins, cette division ne s'achève qu'au moment de la mise au fuseau, FIG. XVII. NÉMEC a aussi observé cette division longitudinale précoce.

Pendant la durée de ces phénomènes, les bâtonnets en formation aux dépens du réseau se recolorent graduellement.

Dans nos objets, nous n'avons jamais noté que cette recoloration marchât du centre vers la périphérie. Il nous semble, à l'inverse des observations de WAGER, qu'elle se produit partout simultanément. D'ailleurs, le *Solanum* ne montre que rarement les "*suspending fibres*" de WAGER (cfr. p. 60, note 2), et nous verrons que dans le *Phaseolus*, où ces fibres sont plus nombreuses, elles ne se comportent pas de la façon indiquée par WAGER.

(1) Dans la FIG. X, nous avons dessiné le nucléole *projeté* sur l'ensemble des chromosomes; il n'y a cependant *aucune communication entre eux*.

(2) Nous verrons bientôt la même chose dans le *Phaseolus*, mais avec plus de clarté.

Quel est donc le mécanisme de la reformation des chromosomes, et quels sont les rapports de ceux-ci avec le nucléole?

Il faut remarquer d'abord que tous les phénomènes que nous venons de décrire ont leur siège dans le réseau périphérique du noyau, *séparé du nucléole par la grande vacuole périnucléolaire*, FIG. VII. Il faut remarquer ensuite, ainsi que nous venons de le rappeler, que la recoloration du réseau se manifeste simultanément dans toutes les portions de celui-ci. Ces deux conclusions semblent se dégager aussi des fig. 1 (dans le texte) et 5 et 7, pl. XIII, de NÉMEC.

De là il résulte, *d'abord*, que les chromosomes proviennent non pas du nucléole, mais du réseau [1]. La seule *structure nucléaire* qui s'organise en chromosomes, c'est le réseau, qui lui-même s'est formé, à la télophase, par la réunion des bâtonnets. Cela est certain.

Il résulte *ensuite* que, si le nucléole fournit de la *substance* aux chromosomes en formation, ce ne peut être par le mécanisme invoqué par WAGER, c'est-à-dire par l'intermédiaire de » *suspending fibres* « [2].

Il n'y aurait donc qu'une façon d'expliquer une contribution de la substance nucléolaire à l'édification de chromosomes : ce serait d'admettre une *diffusion* de cette substance dans l'enchylème nucléaire. Nous n'avons pas d'éléments pour trancher cette question.

Toutefois, les FIG. XIV, XV, XVI, sembleraient établir l'existence de rapports étroits entre chromosomes et nucléole. D'après ce que nous venons de décrire, ces aspects ne peuvent pas être démonstratifs. Ils sont dus certainement à la pression que les fibres fusoriales exercent sur les bâtonnets en envahissant la vacuole nucléaire, et probablement aussi aux profondes modifications que le nucléole subit en ce moment. Il est tout naturel que la pression du fuseau oblige les chromosomes à contracter encore une fois quelques anastomoses, ou entre eux, ou avec le nucléole.

B. *Dans le Phaseolus.*

Jetons maintenant un coup d'œil sur la prophase dans le *Phaseolus*.

Les phénomènes sont identiques en tout à ceux que nous venons de décrire dans le *Solanum*, mais d'observation un peu plus difficile. Les

(1) WAGER, p. 47, considère aussi cette origine comme la vraie.

(2) Nous insistons sur ce fait : ce n'est que très rarement que nous constatons, à ce stade, des relations de contact entre réseau et nucléole. Même dans les coupes semblables à la FIG. 9, où nous avons représenté un nucléole au milieu des bâtonnets, on voit cependant nettement, en mouvant la vis, que les chromosomes ne présentent aucun contact avec le nucléole.

FIG. **5**, **6**, **7**, **8**, **9**, sont très démonstratives. Ici encore, les chromosomes se forment aux dépens du réseau et se développent par concentration progressive.

En ce qui regarde le nucléole, les FIG. **2**, **3**, **4**, montrent une apparence qu'il présente fréquemment au repos et à la prophase. On y observe souvent des vacuoles en nombre et grandeur variables. La forme vacuolaire de la FIG. **4** et d'autres encore plus étranges s'expliquent probablement par la confluence de vacuoles plus petites et plus rapprochées.

On trouve souvent ici des aspects comme celui de la FIG. **3**, semblables à la fig. 5 de WAGER, où le nucléole est rattaché au réseau périphérique par des fibres traversant la grande vacuole périnucléolaire. Ce que nous avons dit de la télophase explique suffisamment et clairement, à notre avis, ces cas, qui d'ailleurs ne sont pas généraux. Nous avons dit alors qu'il pouvait se faire, et que de fait il arrivait souvent, que le nucléole naquît et grandît en contact immédiat avec les portions chromosomiques, FIG. **18** à **21**. Après la formation de la vacuole périnucléolaire qui repousse le réseau vers l'extérieur, certaines parties de ce dernier restent accolées au nucléole et, en raison de la nature visqueuse et élastique des chromosomes, de longues et fines anastomoses chromatiques persistent à travers le liquide incolore périnucléolaire, FIG. **3**.

A la prophase, les portions demeurées rattachées au nucléole et les *fibres* chromosomiques qui vont au réseau périphérique doivent naturellement elles aussi devenir chromosomes, en s'épaississant et se recolorant de la même façon. La FIG. **7** le démontre clairement; seulement, la recoloration ne débute pas par ces fibres; elle se fait en même temps dans tout le réseau nucléaire.

Il faut remarquer que, dans la FIG. **9**, le nucléole n'est que projeté sur les chromosomes déjà entièrement constitués. La FIG. **10** s'explique de la même façon que les FIG. XIV, XV, XVI, dont elle reproduit l'aspect. Il s'agit là d'accolements entre nucléole et chromosomes produits lors de l'envahissement de la cavité nucléaire par le fuseau.

Dans cette plante, la division longitudinale des bâtonnets se produit assez longtemps avant leur mise au fuseau. Dans les FIG. **8** et **9**, elle est déjà très claire.

Nous devons appeler encore l'attention sur un point très important. C'est qu'à aucun moment de la prophase les chromosomes ne se montrent

constitués d'un substratum achromatique portant un alignement de *disques* ou de *granules chromatiques autonomes*. Ce point est de toute évidence dans nos objets. Et il en résulte cette autre conclusion importante : c'est que la division longitudinale ne peut pas être regardée comme le partage de semblables disques, mais simplement comme le clivage d'un ruban chromatique.

2. Absence de peloton-mère.

Nous avons jusqu'ici décrit la formation des chromosomes aux dépens du réseau du repos, qui lui-même provenait des chromosomes de la télophase. Dans ces plantes, de même que dans le *Trillium*, il n'y a *certainement* pas de *peloton-mère* continu. En effet, nous avons vu que, dès que le réseau commence à se recolorer, il apparaît comme constitué de chromosomes assez nettement marqués, réunis irrégulièrement les uns aux autres par des anastomoses minces et moins colorées, FIG. V et VI, et **5**, **6**. L'évolution ultérieure de ces chromosomes consiste simplement dans leur condensation progressive, arrivant bientôt à faire rentrer dans le corps du bâtonnet la substance des anastomoses et à laisser ainsi les chromosomes plus ou moins isolés les uns des autres au sein de la cavité nucléaire. A aucun moment, les chromosomes n'apparaissent reliés *bout à bout* les uns aux autres. Cela est de toute évidence dans nos figures de V à XIII et de **5** à **7**. Il y a transition *directe* du réseau aux chromosomes, simplement par condensation et par rétraction des anastomoses, sans passer par un stade intermédiaire de peloton continu [1].

Nos observations dans le *Solanum* et le *Phaseolus* confirment donc pleinement celles de GRÉGOIRE sur le *Trillium* [2].

3. Autonomie des chromosomes.

Si l'on met en regard les processus de la reconstitution du réseau à la télophase et ceux de la formation des chromosomes à la prophase, il est

[1] Les FIG. XIV, XV, XVI, ne peuvent pas être considérées comme montrant un peloton continu. En effet, étant donnés les aspects si clairs du stade précédent, FIG. V à XIII, il ne peut s'agir là que d'accolements fortuits dus encore peut-être à la pression des fibres fusoriales.

[2] NÉMEC mentionne dans le *Solanum* un peloton continu. Mais il faut reconnaître que, dès le début de la prophase, les figures de l'auteur montrent des chromosomes très distincts et nettement isolés. La distribution des chromosomes dans l'aire nucléaire est même telle que l'existence d'un peloton continu semble impossible.

impossible, nous semble-t-il, de s'arracher à la conviction que *les chromosomes gardent leur autonomie* durant le repos. A aucun moment de la télophase ou de la prophase, les chromosomes n'apparaissent soudés bout à bout en une unité d'ordre supérieur, un peloton continu. Le réseau de la télophase est simplement constitué par des chromosomes un peu déformés et réunis, pour ainsi dire, accidentellement par des anastomoses. De même à la prophase, le réseau, dès qu'il se recolore, apparaît comme un ensemble de bâtonnets encore mal formés et irrégulièrement anastomosés. Il semble donc évident que les bâtonnets de la prophase sont ceux de la télophase précédente.

Nous confirmons donc, ici encore, les conclusions de Grégoire sur le *Trillium*. L'avantage de nos objets au point de vue qui nous occupe, ainsi que nous le faisait remarquer M. Grégoire lui-même, c'est que les chromosomes de la télophase ne subissent presque pas de transformations internes lorsqu'ils entrent dans le réseau, et ainsi la conservation de leur autonomie, dans le réseau quiescent, apparaît plus manifeste.

C'est ici le lieu de noter que l'interprétation de Wager ne s'accorde guère avec l'hypothèse de l'autonomie des chromosomes. D'après l'auteur, les chromosomes prophasiques proviennent *tous morphologiquement* du réseau extranucléolaire ; en d'autres termes, la *structure nucléaire* qui devient le filament chromosomique, c'est uniquement *le réseau extranucléolaire*. Les nucléoles ne leur fournissent que de la substance amorphe, du » *nucleolar material* «.

A la télophase, au contraire, toujours d'après Wager, le nucléole aurait pris naissance par la *fusion des chromosomes*, et le réseau extranucléolaire ne pourrait ainsi représenter qu'*une partie des bâtonnets télophasiques*.

On voit que, d'après cette description, il n'y aurait pas continuité structurale, organique, entre les chromosomes d'une télophase et ceux de la prophase suivante. Cette continuité ne serait, en effet, sauvegardée que si le nucléole, à la prophase, se décomposait en les chromosomes qui sont, à la télophase, entrés dans sa composition. Or, Wager n'admet pas cette interprétation.

Au contraire, notre description non seulement s'allie très bien avec l'hypothèse de l'autonomie des chromosomes, mais encore elle l'appuie solidement.

IV. Métaphase et anaphase.

Pendant ces deux stades, nous devons simplement suivre l'évolution ultérieure du nucléole dans le *Phaseolus* aussi bien que dans le *Solanum*. Le nucléole ne disparaît jamais au cours de la prophase. Ce n'est qu'à la télophase qu'on en perd la trace définitivement. Jusqu'à la métaphase, le nucléole n'a pas subi de transformations notables. C'est seulement à partir de ce moment qu'il va se modifier considérablement.

Deux cas peuvent se présenter. Dans beaucoup de cellules, le nucléole se fragmente dès la métaphase en un grand nombre de corpuscules qui s'éparpillent dans tout le protoplasme, FIG. **13**, **15**, **16**, et XVIII, XX, XXI. D'abord assez vivement colorés, ils ne tardent pas à se décolorer progressivement. Chose assez remarquable, on cesse de les observer au moment où les noyaux-filles ont reformé leurs membranes.

Dans d'autres cellules, le nucléole demeure entier ou se fragmente simplement en deux tronçons, FIG. **11**, **12**, **14**. Dans ce dernier cas, les deux fragments sont, en règle générale, emportés vers deux pôles différents, et sont entourés d'une zone claire [1]. On les perd de vue lorsque les chromosomes se sont tassés aux pôles.

Nous n'avons pas pu nous faire une opinion touchant la dernière destinée du nucléole, et nous n'avons pas pu constater si les nucléoles des noyaux-filles présentent des relations avec ceux du noyau-mère.

Nous avons, d'ailleurs, ainsi que nous l'avons déjà dit, accordé peu d'attention à cette question. Il nous suffisait d'avoir établi que, morphologiquement, les chromosomes prophasiques ne proviennent pas du nucléole, de même qu'à la télophase le nucléole ne provient pas des chromosomes.

[1] Dans certaines figures, deux fragments nucléolaires se trouvant installés précisément aux deux pôles simulent parfaitement deux volumineux centrosomes. Comparer la fig. 9 (texte) de NÉMEC.

CONCLUSIONS.

1° Les chromosomes de la *télophase*, d'abord ramassés en un *tassement polaire*, s'écartent ensuite les uns des autres dans l'enchylème nucléaire. Ils demeurent réunis par des anastomoses, qui ne sont pas autre chose que certaines portions étirées des chromosomes eux-mêmes. Ainsi se constitue le *réseau chromatique*.

2° Le *nucléole* apparaît sous la forme de gouttelettes *indépendantes du réseau chromosomique* et confluant successivement en une seule masse nucléolaire.

3° Le stade de repos est atteint par suite d'une certaine décoloration du réseau.

4° A la *prophase*, c'est le *réseau chromatique* qui fournit tous les *chromosomes*. Il se transforme d'abord en une série de travées plus chromatiques réunies par des anastomoses moins colorées. En se concentrant graduellement, ces travées deviennent les chromosomes.

5° Le *nucléole* ne se transforme pas *morphologiquement* en chromosomes et, s'il fournit de la *substance* à ceux-ci, ce n'est pas par le moyen de „ *suspending fibres* “, ainsi que l'avait pensé WAGER.

6° Les chromosomes ne présentent pas une structure discoïdale ou granulaire régulière. Ils subissent, dès la fin de la prophase, la division longitudinale, simple clivage d'un ruban chromatique.

7° Il n'y a *ni peloton-fille* continu à la télophase *ni peloton-mère* continu à la prophase. Le noyau quiescent n'est qu'une juxtaposition de chromosomes, et il semble évident que ceux-ci *gardent leur autonomie* d'une cinèse à l'autre.

EXPLICATION DES FIGURES.

Les figures marquées de chiffres arabes se rapportent au Phaseolus; les chiffres romains indiquent les figures de Solanum. Pour les méthodes d'observation, voir page 59

FIG. **1.** Réseau du repos, renflements nodaux, anastomoses.

FIG. **2.** Coupe optique radiale montrant la cavité nucléaire, où le réseau est repoussé vers la périphérie. Nucléole à une seule vacuole.

FIG **3.** Idem. Anastomoses réunissant le nucléole au réseau périphérique. Nucléole à plusieurs vacuoles.

FIG. **4.** Idem. Grande vacuole irrégulière dans le nucléole.

FIG. **5.** Commencement de prophase. Les chromosomes déjà bien reconnaissables conservent encore quelques fines anastomoses.

FIG. **6.** Les chromosomes sont mieux formés.

FIG. **7** et **8.** Les chromosomes se constituent dans le réseau périphérique. Ceux de la FIG. **8**, tout formés, présentent déjà un commencement de division longitudinale.

FIG. **9.** Les bâtonnets, complétement dépourvus d'anastomoses, se trouvent à tous les niveaux de la cavité nucléaire. Division longitudinale plus prononcée.

FIG. **10.** Commencement de la formation du fuseau. La cavité nucléaire n'est pas encore envahie. Les chromosomes ont contracté des accolements accidentels avec le nucléole.

FIG. **11.** Les bâtonnets à l'équateur. Le nucléole se partage en masses qui vont aux deux pôles.

FIG. **12.** La plus grande portion du nucléole se dirige vers un seul pôle.

FIG. **13.** Métaphase où le nucléole est très fragmenté.

FIG. **14.** Anaphase. Les deux masses nucléolaires arrivées aux pôles simulent deux centrosomes.

FIG. **15** et **16.** Tassement polaire. Fragments du nucléole.

FIG. **17.** Coupe transversale d'un noyau-fille après le tassement. Réseau chromosomique.

FIG. **18, 19, 20, 21.** Des gouttelettes incolores, début du nucléole, repoussent le réseau à la périphérie nucléaire.

FIG. **22.** Le réseau a atteint l'apparence du repos. Les gouttelettes nucléolaires ont confluė en un seul nucléole, très nettement distinct du réseau chromosomique.

FIG. { I*a*. Coupe optique radiale du noyau au repos.
I*b*. Vue du réseau périphérique. }

FIG. II. Même stade. Nucléole à grande vacuole.

FIG. III. Nombreuses petites vacuoles dans le nucléole.

FIG. IV. Noyaux âgés de la région de la coiffe.

FIG V. Début de prophase. Tractus plus chromatiques. Les futurs chromosomes sont déjà distincts.

FIG. VI. Les chromosomes se concentrent.

FIG. VII. Dans cette coupe radiale, on voit que les bâtonnets sont encore à la périphérie, sans relation avec le nucléole.

FIG VIII à XIII. Stades de concentration chromosomique, toujours dans la région périphérique du noyau. Indices de division longitudinale dans la FIG. XIII.

FIG. XIV. Formation du fuseau. Liens apparents du nucléole avec les chromosomes.

FIG. XV et XVI. Les fibres fusoriales ont pénétré dans la cavité nucléaire.

FIG. XVII. Les chromosomes divisés longitudinalement.

FIG. XVIII. Tassement polaire. Fragments du nucléole.

FIG. XIX et XX. Coupe transversale après le tassement. Apparition des gouttelettes nucléolaires.

FIG. XXI et XXII. Le même stade en coupe longitudinale. Confluence des gouttelettes nucléolaires dans la FIG. XXII.

FIG. XXIII. Même stade en coupe transversale.

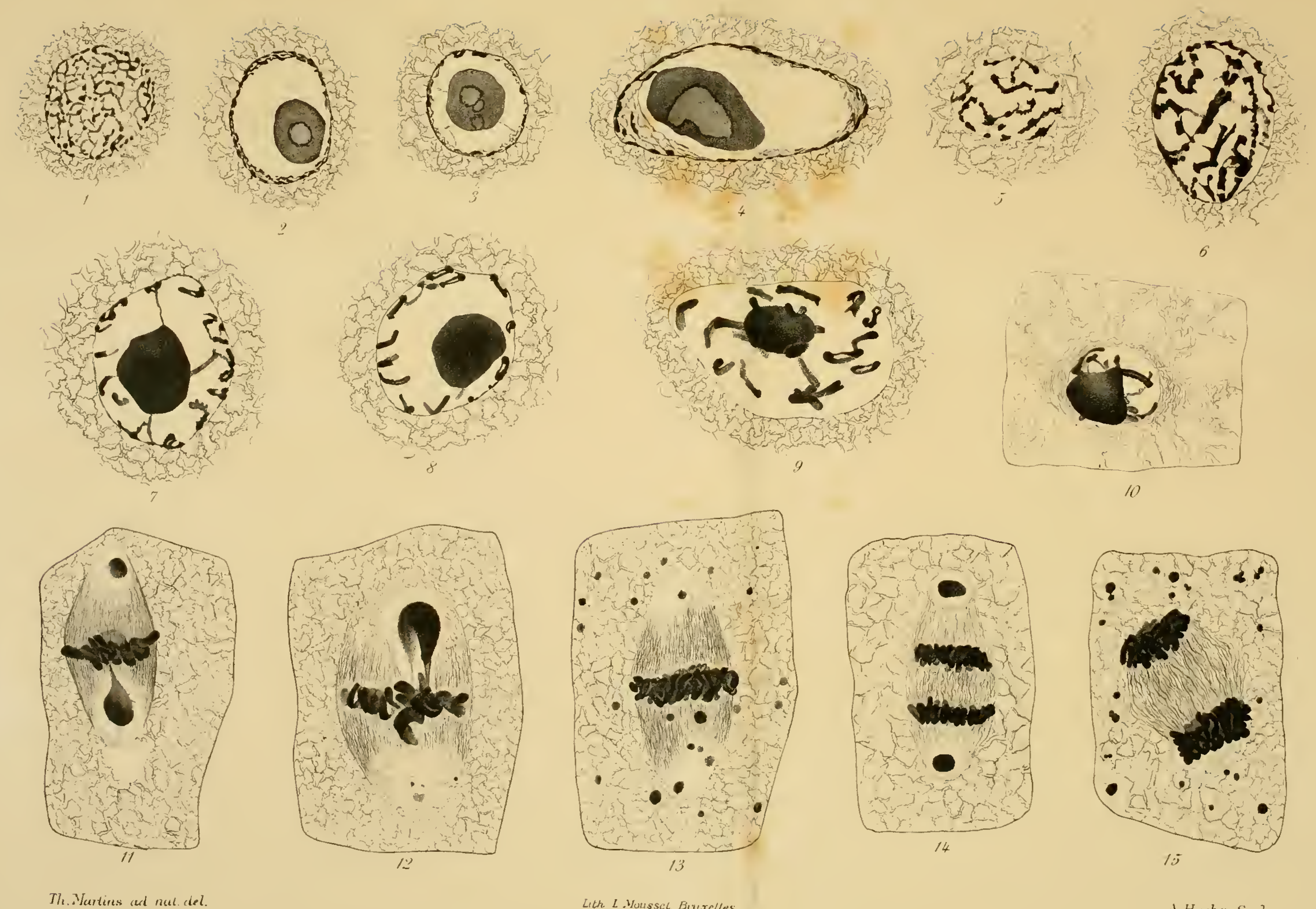
FIG. XXIV. Même aspect que la coupe XXIII.

FIG. XXV et XXVI. Noyaux-filles plus achevés. Nucléoles plus colorés.

FIG. XXV*a* et XXVI*b*. Noyaux-filles de droite et de gauche des deux figures précédentes, dessinés en coupe optique radiale. (Voir page 65.)

TABLE DES MATIÈRES.

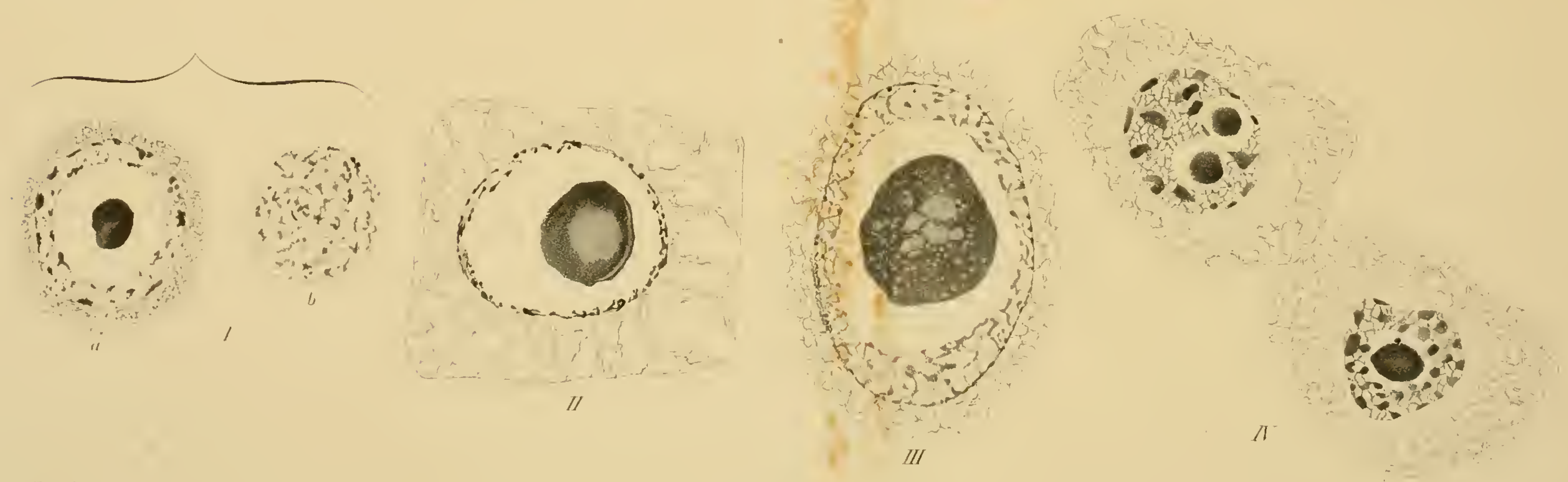
Planche I



Th. Martins ad nat. del.   Lith. L. Moussel, Bruxelles.   A. Hacha Sculp.

Planche II

16 17 18 19 20 21 22



Th. Martins ad nat. del.

Lith. I. Moussel, Bruxelle.

A. Hachu Sculp.

Planche III

V

VI

VII

VIII

IX

X

XI

XII

XIII

XIV

XV

XVI

XVII

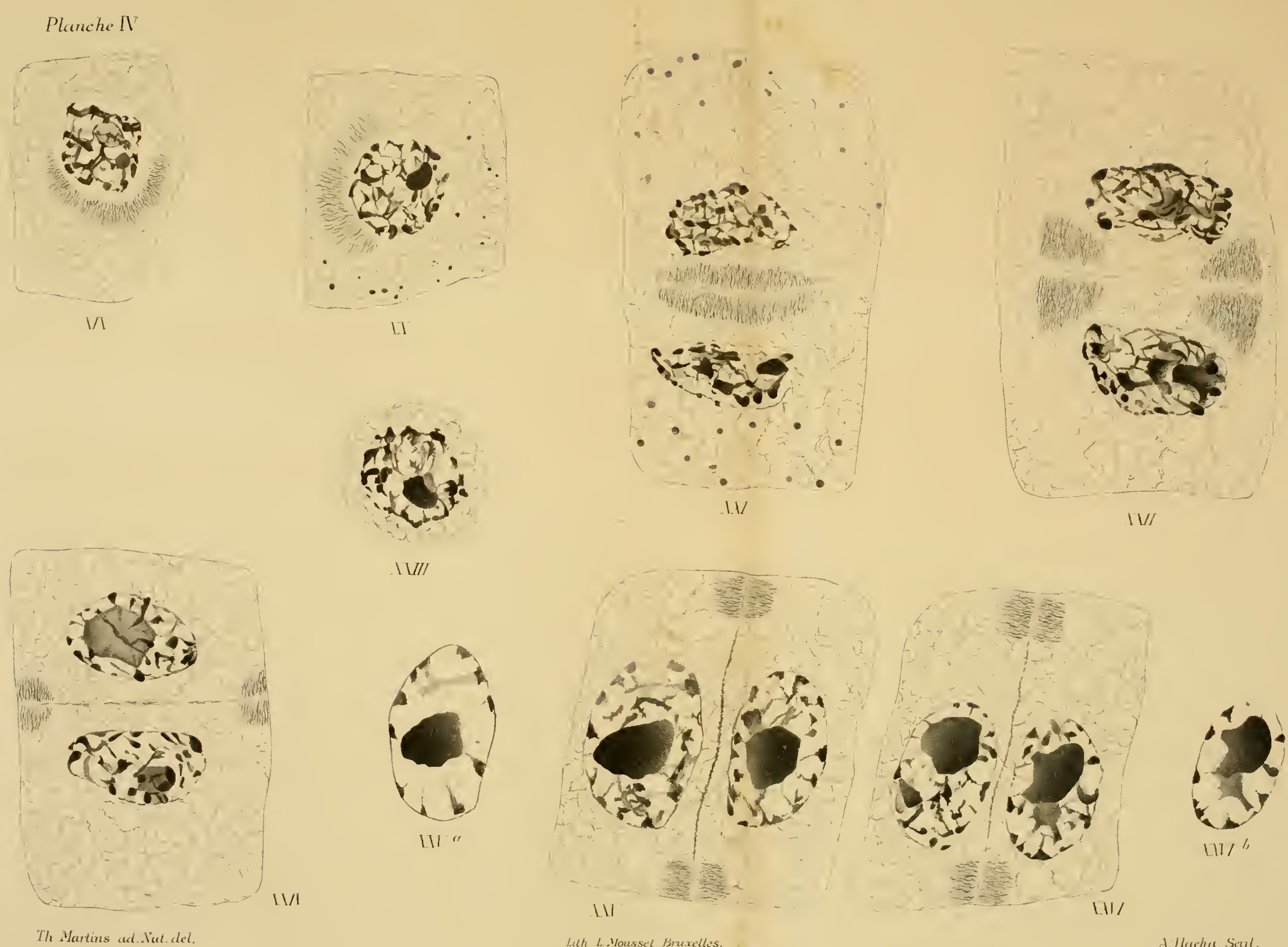
XVIII

Th. Martins ad. nat. del.

Lith. I. Moussel Bruxelles.

A. Hacha Scul.

Planche IV



Th. Martins ad. Nat. del.

Lith. L. Moussel Bruxelles.

A. Hachu. Sculp.

L'IMMUNITÉ

Revue critique pour les années 1903-1904

PAR

le Docteur Paul LECONTE

(*Mémoire déposé le* 5 *décembre* 1904.)

L'IMMUNITÉ

Revue critique pour les années 1903-1904.

INTRODUCTION.

Depuis quelques années, l'étude de cette branche captivante de la médecine a pris une extension des plus remarquables.

L'immunité dépend de facteurs variés.

Les expérimentateurs ont dû éparpiller leurs efforts, et la bibliographie s'accroît avec une étonnante rapidité.

Ce mémoire contient exclusivement la revue critique des travaux récents, 1903-1904 août, qui concernent les anticorps.

Il est destiné à faire suite aux bibliographies qui ont été publiées par Leblanc en 1901 et par Ide en 1902 et 1903.

Nous ne prétendons pas mettre au jour une bibliographie sans lacunes; on travaille l'immunité dans un grand nombre de laboratoires et les travaux se publient dans trop de revues diverses. Nous craignons spécialement qu'il ne nous échappe des travaux anglais.

Nos prédécesseurs Leblanc et Ide, après avoir donné in extenso la bibliographie de points spéciaux qui concernaient leurs expériences propres, se sont contentés de faire une liste des travaux contemporains; ils n'y ont ajouté que des brèves annotations, désignant à l'attention spéciale du lecteur certaines critiques ou bien certains points très importants pour la théorie générale. Le professeur Ide nous a demandé de faire, pour notre

part, un exposé plus étendu des travaux que nous pûmes nous procurer, et d'élaborer des vues d'ensemble pour certaines matières plus spécialement embrouillées. Nous désignons spécialement au lecteur les mémoires qui donnent un aperçu historique détaillé d'une question; le travailleur de laboratoire y trouvera des points de repère précieux et s'évitera beaucoup de recherches.

Nous classons la revue des travaux en chapitres spéciaux. Certains mémoires touchent à des parties très diverses, nous en reparlons alors plusieurs fois; d'autres traitent des détails très spéciaux, nous les rapprochons alors de quelque grande catégorie de recherches.

Nous évitons autant que possible de donner de l'importance aux polémiques sur les hypothèses courantes, à moins qu'elles ne soient accompagnées d'observations nouvelles. Nous savons que les discussions dogmatiques intéressent de moins en moins la légion des jeunes expérimentateurs contemporains et les créateurs d'hypothèses eux-mêmes montrent assez d'impartialité aujourd'hui pour ne pas transformer leurs créations en dogmes, mais pour les présenter seulement comme des idées directrices dans les recherches.

Être ainsi utile à beaucoup de travailleurs, en attendant que les bibliographies plus complètes aient le temps de paraître, telle est notre seule ambition en publiant le résultat de notre travail.

CHAPITRE I.

Extension de la production d'anticorps.

Certains expérimentateurs, s'inquiétant peu du mécanisme de l'immunisation, essaient les méthodes habituelles de vaccination contre de nouveaux microorganismes, poisons, ferments ou substances quelconques.

1° *L'agglutination microbienne.*

Le phénomène de l'agglutination que produit le sérum des animaux vaccinés contre les microbes a permis aux bactériologistes de différencier des espèces confondues jusqu'ici et de rapprocher des races ayant beaucoup de parenté entre elles. Le caractère nettement spécifique des agglutinines n'est pas mis en doute par les pathologistes.

Signalons d'abord le fait suivant, qui intéresse cette méthode d'observation elle-même.

L'agglutination du bacille typhique a son degré optimum entre 50° et 55°, dit WEIL (54), et non pas à 37°. Pour le staphylocoque, le vibrion du choléra et le bacille de la tuberculose, l'auteur fit la même observation.

MOSER et VON PIRQUET (55) ont cultivé longtemps des streptocoques sortant du sang de scarlatineux. Le sérum obtenu au moyen de ces streptocoques les agglutinait, ce qui fut démontré tant microscopiquement que macroscopiquement.

Le sérum de ces scarlatineux agglutinait aussi ces streptocoques, cependant pas d'une façon très évidente.

NEUFELD (56) réussit à immuniser des lapins avec des streptocoques. Après quelques injections de cultures tuées, il injecta de suite dix lapins avec des cultures vivantes. Aussi leur sérum contint-il vite des substances agglutinantes et immunisantes. Ces substances étaient non seulement actives contre les souches primitives, mais aussi contre d'autres. Des souches virulentes étaient moins agglutinées que les non virulentes. Le streptocoque trouvé dans la scarlatine ne fut pas reconnu spécifique.

Comme KOLLE et OTTO ont pu différencier les staphylocoques pyogènes de staphylocoques non virulents au moyen d'un sérum, ainsi JAEGER (57) trouva une agglutinine spéciale aux coques de la méningite cérébro-spinale épidémique. Parmi les 22 souches examinées, 21 fois le coque de JAEGER fut

reconnu identique à celui de WEICHSELBAUM. Le microcoque catarrhal, quoique très semblable, n'a rien de commun avec le méningocoque.

Nos compatriotes DEWAELE et SUGG (59) isolent un streptocoque du sang et du pus des varioleux de Gand et d'Anvers, ainsi que des principaux vaccins d'Europe. Par l'agglutination, ils montrent que ce streptocoque est spécial à la petite vérole et ne se retrouve pas ailleurs. Si on n'était pas très sévère pour ces thèses, on se contenterait de leurs expériences pour admettre que c'est bien là le microbe de la petite vérole. Mais les auteurs eux-mêmes laissent la question en suspens.

Signalons enfin les faits intéressants de SCHORLMEYER de Hambourg sur le bacille du paratyphus : ils nous montrent un parasite donnant toutes les lésions du typhus ordinaire, mais formant des agglutinines distinctes de celles du bacille d'EBERTH.

Nous clôturons ce paragraphe sans nous arrêter à une foule de petits faits d'intérêt très restreint.

2° *Anticorps microbiens divers.*

L'injection de produits microbiens provoque, outre la formation d'agglutinines, celle d'antitoxines, bactériolysines, coagulines, sensibilisatrices, etc., autant d'anticorps plus précieux probablement pour la thérapeutique que les agglutinines. Dans ce champ d'investigation, il y a encore beaucoup à faire pour distinguer les variétés d'anticorps qui se forment, et pour reconnaître les conditions les plus favorables au développement de ces utiles substances.

SHAW (16) étudia l'immunisation des animaux contre le bacille typhique. Il injecta des animaux avec des toxines obtenues par digestion des bacilles et trouva que ces animaux furent immunisés contre le bacille vivant. Ce sérum peut immuniser d'autres animaux.

Les animaux injectés de bacilles vivants s'immunisaient aussi, seulement leur sang était moins bactéricide que celui des animaux de contrôle sains et non injectés.

COHN (17), d'autre part, rendit immuns les bacilles typhiques eux-mêmes contre le sérum antityphique. Cultivés dans le sérum actif de lapins, les bacilles s'habituent à ce milieu et résistent même à des sérums beaucoup plus actifs que celui dans lequel ils sont cultivés. Leur reproduction ultérieure dans le bouillon conserve les mêmes propriétés. Cependant, celles-ci se perdent si le sérum n'est pas renouvelé ou bien s'il est conservé à la température de la couveuse.

Kasten (18) complète et contrôle les expériences d'Hofmann. L'inoculation sous-cutanée de vibrions du choléra, de bacilles typhiques, comme de staphylocoques, produit chez le lapin non seulement de l'agglutinine, mais encore de la bactériolysine. Les mêmes cultures tuées avant l'inoculation donnèrent des résultats identiques.

Boldyreff (19) relate d'abord l'expérience que Dserzgowsky fit sur lui-même. Celui-ci s'injecta en 24 fois du poison diphtérique environ 4300 doses mortelles pour cobaye. A la fin de son expérience, chaque centimètre cube de son sang contient une unité immunisante d'antitoxine, de façon à supporter à la fois 1700 doses mortelles. Boldyreff s'injecta 36 jours de suite des doses croissantes, de 1/10000 à 8/10 de dose mortelle pour cobaye, somme toute 5 doses mortelles. Après ces multiples injections, il eut au total 600 unités antitoxiques dans son sang, soit 0,4 d'unité immunisante par centimètre cube, ce qui suffit amplement pour combattre une injection diphtérique. Ce qui prouve que l'immunisation active chez l'homme est possible pour le bacille de la diphtérie.

Todd (20) s'occupa de la dysenterie. Le bacille spécifique cultivé sur un milieu très alcalin donna une toxine soluble. Le cheval et le lapin se montrèrent très sensibles à cette toxine. De plus, cette toxine ne fut pas détruite par un chauffage à 70° centigrade pendant une heure, alors qu'à 80° centigrade elle fut annihilée.

Enfin, injectée au cheval, cette toxine produit une antitoxine. Celle-ci ne se combine pas immédiatement avec la toxine in vitro, mais après un certain temps et selon la température.

Rodhain (90) étudie le principe qui se développe dans le sérum des animaux injectés de streptocoques et qui, mis in vitro en présence de leucocytes et de microbes, excite les leucocytes à la phagocytose de ces microbes, phénomène déjà observé par Marchand. Ce principe ne semble être ni une agglutinine ni une antitoxine, mais un agent spécial. Rodhain précipite cet anticorps par la méthode de Hofmeister, et il reconnaît qu'il se retrouve exclusivement dans le groupe des euglobulines.

Par les rapports du congrès de la « British medical Association », nous voyons que Bulloch a signalé à son tour l'existence de cette substance spéciale qui provoque ou permet la phagocytose : il donne à cette substance le nom d'*opsonine*.

Chez les carcinomateux, Mertens (21) croit à l'existence d'un poison spécifique dans le sang, démontrable par précipitation.

Engel (22), de son côté, injecta à un lapin du sérum sanguin de deux carcinomateux. L'immun-sérum de cet animal fut ensuite mis en présence de sang normal humain, comme de sang de ces deux malades. Dans un premier cas, l'auteur obtint un anticorps, dans le second plusieurs lapins ne donnèrent rien.

Ces dernières expériences s'attaquant aux problèmes les plus obscurs de la pathologie sont presque condamnées d'avance à la stérilité scientifique et thérapeutique.

3° *Anticorps de tissus et poisons.*

Depuis que Bordet et Metchnikoff nous apprirent en 1895 que l'injection de cellules et de sucs normaux entraîne souvent la formation d'anticorps spécifiques, nous possédons là une méthode précieuse pour la physiologie et la pathologie des organes. Bien maniée, cette méthode donne les plus beaux résultats.

Ainsi de Moor et van Lint (23) ont trouvé un sérum antithyroïdien. Voici leur technique : la glande est extirpée au chien, broyée avec de la solution physiologique et du sable dans le mortier, passée à travers une toile métallique, puis injectée au cobaye, au lapin ou au pigeon. Les injections furent faites de 3 à 5 fois avec des intervalles de 2 à 8 jours. Trois jours après, ils saignaient l'animal et le sang fut centrifugé pendant 20 à 30 minutes. Ils vaccinèrent ensuite des cobayes par injection avec intervalles de 4 à 5 jours. Les chiens injectés avec le sérum que produisirent ces cobayes présentaient des symptômes d'hypothyroïdie comme par thyroïdectomie. Notons que les cobayes traités par une méthode lente ne produisent pas de sérum antithyroïdien. Des pigeons, comme aussi des lapins, donnent également du sérum antithyroïdien. Il fut encore intéressant d'observer que le cobaye injecté à l'iodothyrine Bayer ne s'immunise pas et que son sérum introduit dans la circulation d'un chien n'y provoque pas de réaction ; donc ce produit ne représente pas les éléments actifs complets de la glande.

Ensuite, le sérum antithyroïdien est légèrement agglutinant et hémolytique. Il agglomère aussi les émulsions thyroïdiennes, cependant pas d'une façon démonstrative (contra Sartirana).

Enfin, les animaux injectés présentent des altérations histologiques dans leur glande thyroïdienne.

Comme conclusion finale, les auteurs admettent que le sérum antithy-

roïdien a une action sur la glande elle-même et sur tout l'organisme par intoxication.

Skrobansky (24) traita des cobayes à l'ovaire de lapin et leur sérum devint plus hémolytique. Ce phénomène, qui n'est pas neuf, est dû à l'injection de receptors communs aux globules rouges et aux ovaires.

Les lapins injectés d'ovaires de vache offrirent un sérum non actif. Deux autres lapins injectés de corps jaunes ont donné un sérum également faible : chez le premier, il fallut 1/10 cm^3 pour l'hémolyse complète ; chez le second, 1/20 cm^3 donna la dissolution complète.

Des cobayes immunisés d'ovaire de souris blanche ne produisent pas de sérum hémolytique, mais de l'agglutinine. Ainsi à 1/40 et 1/50, ce sérum forma des caillots compacts, tandis que le sérum normal de cobaye demande un rapport de 4 : 10 au moins pour agglutiner.

Ces immun-sérums furent ensuite mis en présence de sperme de lapin. D'une part, l'auteur prit 2 gouttes de sérum immun de cobaye avec 1 goutte de sperme de lapin, émulsion à 1/10 dans la solution physiologique, d'autre part 2 gouttes de sérum normal de cobaye avec la même quantité de sperme. Après 15 minutes, une différence notable fut observée : dans le premier cas, les spermatozoïdes restèrent en mouvement, alors que, dans le second cas, tout mouvement avait cessé.

Dans des expériences similaires avec du sérum de lapin injecté d'ovaire et de corps jaune de vache, les spermatozoïdes du taureau restèrent intacts.

Enfin, le même auteur injecta deux lapins femelles avec 7 cm^3 d'immun-sérum de cobaye. Après 10 jours, ces animaux furent sacrifiés et leurs ovaires fixés. Dans les ovaires du premier, les œufs étaient en dégénérescence avec chromatolyse, comme après un empoisonnement de diphtérie ou de variole. Chez le second, l'ovaire avait moins changé.

D'autres glandes furent aussi mises en expérience. Ainsi Theohari et Babes (25) injectèrent à des chèvres une émulsion de muqueuse gastrique de chien. Cette injection reprise trois à quatre fois avec un intervalle de 10 à 15 jours produisit un sérum délétère pour la muqueuse gastrique et intestinale du chien. Tandis que le sérum normal est inoffensif, cet immun-sérum injecté à raison de 4 cm^3 par kilo tue endéans les 10 et 15 minutes. A l'autopsie, les animaux morts ainsi ont une muqueuse congestionnée depuis l'estomac inclusivement jusqu'au gros intestin exclusivement. — Ce même sérum, à la dose de 1/2 à 1 1/2 cm^3, produit des vomissements, des diarrhées avec hémorrhagie intestinale deux heures après l'injection, et la mort 6 à

12 heures plus tard dans l'hypothermie. — Des doses moindres ont donné une sécrétion abondante de mucus et de suc hyperacide dans l'estomac. Il est à remarquer que le gros intestin est resté indemne dans toutes ces expériences.

L'examen histologique de la muqueuse gastrique ainsi rendue malade fut aussi fait. Dans l'hypopepsie, les cellules principales ne contiennent pas de pepsinogène et sont réduites à un réticulum. Dans l'hyperchlorhydrie, l'auteur trouve de l'accumulation de liquide dans les cellules bordantes, alors que les cellules principales avaient emmagasiné du pepsinogène.

Le dosage des combinaisons du chlore ne peut se localiser que dans les cellules principales et les cellules bordantes. Cependant une conclusion définitive n'est pas à tirer ici, parce qu'il y a doute dans ce cas entre la gastrite et le dérangement fonctionnel.

Weichardt (26) trouva une toxine de la fatigue et son antitoxine correspondante. Après quelques échecs dans des expériences faites chez des souris, l'auteur prit des cobayes et des lapins, et alla directement prendre la toxine dans le muscle fatigué. Ces muscles d'animaux fatigués furent exprimés et réduits en bouillie, ensuite injectés à des animaux de même espèce. La toxicité de ce jus fut grande, mais, comme l'analyse bactériologique le démontra, elle était due en majeure partie à des microorganismes. Cependant le jus recueilli aseptiquement tua encore les animaux dans de nouvelles expériences. Un contrôle fait avec le jus de muscle non fatigué donne un résultat franchement différent.

Étudiant ensuite les différentes propriétés de cette toxine, l'auteur la reconnut thermolabile; car, après un séjour de 2 heures à une température de 56°, elle devint inactive; d'autre part, la toxine conservée non chauffée augmenta en toxicité les 48 premières heures, et c'est seulement après 8 jours conservée au toluol et dans la glace qu'elle devint inactive.

Puis du plasma musculaire stérile, qui d'abord fut pour ainsi dire non toxique, le devint entièrement le lendemain; et l'accroissement de cette propriété peut être accéléré par la chaleur.

Des injections intrapéritonéales faites chez le lapin produisent un sérum antitoxique, avec lequel l'auteur put neutraliser in vitro et in corpore la toxine correspondante.

Landsteiner et Jaeger (88) injectent des substances colloïdes inorganiques et observent les changements obtenus. A une concentration faible, ils agglutinent les hématies et paralysent les spermatozoïdes. Les bacilles typhiques ne sont pas agglutinés.

L'acide silicique a un pouvoir précipitant sur le sérum sanguin, qui est annihilé par un excès de sérum. Ces phénomènes paraissent permettre une certaine comparaison avec le corps immunisant.

MURASCHEW (89) applique aussi la théorie d'EHRLICH à la coagulation du sang.

ALTER (87) applique la théorie d'EHRLICH à l'épilepsie et la paralysie; il y trouve des toxines et des antitoxines spéciales (?).

KULLMANN (45) trouve que l'extrait de carcinome d'organes exsangues est très hémolytique. Ensuite, le sérum de lapins traités avec cet extrait se montra aussi riche en hémolysine. Enfin, cet extrait de carcinome dissout non seulement le sang humain, mais encore le sang de différentes espèces d'animaux.

L'interprétation de ce genre d'expériences exige, croyons-nous, beaucoup plus de réserve. Si on injecte à un lapin du sérum d'épileptique ou de tissu de cancéreux, on injecte avant tout les éléments normaux du sang et des tissus humains, et ces lapins livreront des sérums très toxiques pour l'homme normal ou malade. Les hémolysines se développent très irrégulièrement chez le lapin; on ne peut conclure de simples coïncidences. Il faudrait des expériences comparatives rigoureuses faites avec un même immunsérum chez l'homme sain et chez l'homme malade. Or, ces épreuves ne sont pas faites et ne sauraient se faire sans audace criminelle : les doses gravement toxiques et les doses à effet léger sont très rapprochées et très inconstantes, quand on injecte un sérum quelconque à un animal.

Dans l'urémie, d'après WOLZE (46), le sérum humain a perdu son pouvoir hémolytique pour le sang de lapin. Après l'urémie, cette propriété est reconquise.

MISSER et DŒRING trouvent que le pouvoir dissolvant du sang d'urémiques a disparu et ils présentent cette particularité comme symptôme de diagnostic.

SENATOR (47) n'a pas trouvé ce phénomène dans un cas donné; donc des observations ultérieures sont nécessaires.

Voici maintenant quelques expériences d'immunisation faites avec des substances entièrement étrangères à l'organisme.

JACOBSOHN injecta, à des lapins et à une chèvre, de la pulpe de levure, soit d'abord 1 gr. de zymine avec 10 cm^3 de solution de chlorure de sodium à 0,9 %, par doses croissantes jusqu'à 4 gr. de zymine dans 20 cm^3 de solution de chlorure et cela dans un espace de 3 à 4 semaines. Ces in-

jections donnèrent souvent des abcès stériles. Deux animaux sur les huit en expérience sont morts, les six autres ont fourni du sérum.

Un erlenmeyer de 100 cm³ contenant 5 cm³ d'une solution de sucre à 80 °/₀ et 5 cm³ de sérum immun avec 2 gr. de zymine et 0,2 gr. de toluol est mis à la couveuse. Après 1, 2, 3 jours, on pèse et évalue la déperdition en CO_2. Un ballon de contrôle est mis en regard contenant du sérum normal.

Dans la première expérience, il ne se produisit qu'une perte de 1/10 de gaz carbonique comparativement au contrôle avec le sérum normal. Dans des expériences ultérieures, l'influence inhibitive fut moindre. Dans des solutions plus faibles jusqu'au titre de 1/13, l'inhibition resta démonstrative.

Enfin, il est à constater que l'anticorps ne neutralise dans ces expériences que 3 à 4 doses de ferment, tandis que les antitoxines diphtéritique et tétanique neutralisent plusieurs milliers de fois la toxine.

Schuetze (28) voulut par immunisation différencier les espèces de levures en recherchant le pouvoir agglutinant et précipitant de leur antisérum respectif, mais ces expériences eurent un résultat négatif. Cela est conforme aux résultats déjà anciens de Malvoz.

Le *même auteur* fut plus heureux en travaillant la stéapsine. Il réussit à produire l'anticorps correspondant chez le lapin. En présence de l'immunsérum, le ferment perdit son activité et ne décomposa plus l'huile de ricin.

Nous ne pouvons clore ce chapitre sans faire remarquer que bien des expériences de ce genre n'ont pas été confirmées ultérieurement. Les spermatotoxines, les néphrotoxines, les hépatotoxines ont été rendues très suspectes. Les anticorps de la morphine, de l'arsenic, de la solanine ont été définitivement écartés. Les sérums anticancéreux, antiépileptiques, n'ont aucun crédit.

Une partie de ce chapitre risque fort de se trouver infirmée par les expériences de contrôle. Nous nous abstenons ici de toute critique détaillée.

Chapitre II.

Applications médico-légales.

Les précipitines servent en médecine légale pour la distinction entre les sangs de différentes espèces.

Nous passons sous silence les discussions de priorité à ce sujet. Pour la littérature antérieure à ces dernières années, nous pouvons renvoyer au mémoire de Wassermann (30).

Le volume de Nuttall (36) rappelant les nombreuses expériences faites par l'auteur à ce sujet forment ici le recueil de documents le plus important.

Voici l'avis de Wassermann : si une espèce A a été immunisée avec du sérum de l'espèce B, celle-ci précipite toutes les solutions albumineuses de cette espèce B, comme le sperme, l'extrait musculaire, le pus, le lait, et non pas le sérum d'une troisième espèce.

Pourtant, il est incontestable, croyons-nous, qu'une électivité rigoureuse fait défaut. On a déjà proposé de rendre l'électivité rigoureuse par absorption partielle (77).

Voici maintenant comment Hauser (31) procède dans l'examen médico-légal du sang humain. Les lapins sont injectés avec du sang de placenta et du sang de cadavre, tout en évitant soigneusement la tuberculose. Les injections se font deux fois par semaine à la dose de 24 cm^3, de façon à injecter en tout 150 cm^3. Le sérum immun donna instantanément un trouble avec le sérum humain et un précipité quelques minutes plus tard.

Il est cependant à remarquer que ce sérum trouble en outre le sang de porc, de veau et de poule.

La différentiation est la plus nette à la dilution de 1/30. Une demi-heure suffit au sérum humain pour produire un trouble à la température de la couveuse, alors que les sérums d'animaux laissent le liquide clair pendant 6 à 8 heures et ne donnent que des traces de précipité après 24 heures.

La méthode capillaire, c'est-à-dire l'emploi de tubes capillaires, donne les mêmes résultats.

Comme conclusion, l'auteur admet que cette méthode n'est à employer qu'avec des soins très minutieux. Les animaux produisant le sérum sont à vérifier régulièrement et le médecin doit posséder entièrement la méthode.

Marx et Ehrenroth (33) proposent ensuite une méthode très simple pour différencier le sang humain du sang de mammifères. En effet, disent-ils, les hématies humaines sont rapidement agglutinées et hémolysées par du sérum étranger. L'agglutination en présence du sérum humain ne s'observe pas.

Du sang desséché comme tel, ou le liquide provenant du lavage de linge, de bois, de sable, de papier buvard souillé de sang avec la solution physiologique est mis sur un porte-objet. A ce liquide, on ajoute du sang recueilli par piqûre d'un doigt. Ce mélange doit être observé pendant

15 minutes. Plus la substance desséchée est fraiche et plus la solution est concentrée, plus l'agglutination se fait rapidement.

L'auteur a mis en expérience du sang desséché de cheval, de chien, de veau adhérent depuis 3 ans à du linge, ou du sang humain adhérent depuis deux semaines à deux ans à du linge, du papier buvard, du bois; en outre des sangs de lapin, de porc, de vache, de mouton desséchés et adhérents à du linge, du sable, du buvard et du bois depuis deux semaines à un an, furent aussi mis à l'épreuve. Toutes ces expériences donnèrent le même résultat positif. Cependant l'auteur reconnaît que l'emploi presque journalier de la méthode est nécessaire pour donner de l'assurance.

Meyer (34) fit des recherches biologiques avec des substances provenant de momies. Il se procura d'abord la musculature de la nuque d'une momie d'il y a cinq mille ans, puis la musculature de la jambe et du corps d'une momie d'enfant datant d'il y a deux mille ans, enfin la musculature d'une jambe. Ces différents matériaux additionnés de 15 cm^3 de solution physiologique furent mis dans la glace pendant 24 heures et puis filtrés jusqu'à la clarté parfaite, qui ne fut pas obtenue dans le second cas.

Pour les expériences de contrôle, l'auteur prit du sang humain, du sang de rat et du sang de chat.

Les lapins qui devaient produire le sérum furent injectés d'exsudat pleural, de sérum de sang placentaire, et de liquide d'ascite.

Dans la première série d'expériences, le sérum par exsudat pleural est troublé par l'extrait de sang humain, par l'extrait de la substance n° 1, comme par l'extrait n° 3, alors que l'extrait de sang de chat resta clair. Ensuite, le sérum de lapin non injecté ne donne pas de précipité avec l'extrait de sang humain, l'extrait de la substance n° 1, comme l'extrait n° 3, et l'extrait de sang de chat.

L'immun-sérum dû au sérum de sang placentaire ne put être rendu clair; cela ne peut être qu'un accident fortuit.

Enfin arrive le sérum dû aux injections de liquide ascitique. Il fut précipité par l'extrait de sang humain, par l'extrait n° 1, comme par l'extrait n° 3. Il resta clair avec l'extrait de sang de rat. Le sérum de lapin non injecté resta inactif sur l'extrait de sang humain, l'extrait n° 1, l'extrait n° 3, l'extrait de sang de rat.

D'où l'auteur conclut que la réaction des précipitines se conserve même dans des substances datant de milliers d'années.

Chapitre III.

Union des receptors et des anticorps.

Les opinions sur la composition de la toxine microbienne, sur le rôle de l'antitoxine, comme sur la manière suivant laquelle les deux se combinent, sont toujours des plus partagées. A côté de l'école d'Ehrlich, on en trouve encore mainte autre dissidente.

Trop d'observateurs interviennent incidemment dans cette difficile question, pour que nous puissions citer ici tous les faits qui y ont rapport; nous nous contenterons de citer les principaux auteurs.

Grueber et von Pirquet (60), dans leur polémique avec Ehrlich, n'admettent pas : 1° la multiplicité des poisons ayant une action qualitative identique, mais bien une toxicité différente par avidité plus ou moins grande pour l'antitoxine.

2° Il existe non plus aucune raison pour se représenter autrement la toxicité des poisons microbiens que celle d'autres poisons organiques.

3° La modification de la toxine en toxoïde ayant des affinités différentes pour l'antitoxine est possible, mais elle n'est pas démontrée.

4° Une affinité faible entre la toxine et l'antitoxine, avec combinaison dissociable et combinaison dans des proportions diverses, expliquerait la longue incubation.

5° La formation d'antitoxine n'a rien de commun ni avec l'action toxique des poisons ni avec l'immunité : *a*) en effet, beaucoup de substances inoffensives donnent lieu à des anticorps; *b*) des animaux non réceptifs pour certaines toxines produisent néanmoins des anticorps; *c*) en présence d'anticorps en proportion considérable, la sensibilité au poison peut se maintenir et augmenter même; *d*) l'immunité cellulaire peut s'acquérir sans production d'anticorps; *e*) les anticorps prennent naissance à d'autres endroits que ceux où agissent les poisons.

6° Les anticorps spécifiques ne sont pas des substances normales d'un organisme, mais ils se produisent par introduction de substances étrangères et leur production a le caractère d'une sécrétion.

7° La faculté de produire des anticorps repose sur des propriétés spéciales inconnues de la structure chimique des corps producteurs. La cause première de la production d'anticorps est, comme dans l'empoisonnement, la combinaison chimique des corps étrangers avec certaines parties composantes des cellules.

8° La combinaison neutre de toxine et d'antitoxine n'excite pas la production d'antitoxine. Le caractère chimique en est tout autre que celui des parties composantes.

Ehrlich (61) réfute ainsi point par point l'attaque de Grueber :

1° Dans le règne végétal, la multiplicité des poisons est admise pour beaucoup d'espèces. D'autres auteurs reconnaissent la complexité du poison de serpent, la complexité des ferments de la levure.

2° La solanine et la saponine produisent aussi des anticorps.

A la 3e objection, l'auteur a déjà répondu antérieurement.

4° L'explication de la période d'incubation repose sur des expériences et non sur la fantaisie.

5° L'auteur a des publications antérieures pour démontrer que la production d'antitoxine est en relation avec l'immunité, et pour répondre à la 6e, 7e et 8e objection.

Bordet (61), étudiant une alexine et une antialexine, montre qu'une quantité d'antialexine, incapable de neutraliser complétement plus de 6 doses mortelles d'alexine, exerce cependant une influence telle qu'en sa présence 24 doses mortelles déterminent moins rapidement l'hémolyse que ne le fait une dose mortelle unique. L'antialexine se répartit donc sur l'alexine en présence conformément à la notion des proportions variables.

Différentes toxines perdent par le temps leur toxicité sans l'intervention de l'antitoxine par apparition de la toxoïde au dépens de la toxine. Il est admissible encore que l'oxygène, la lumière et d'autres agents diminuent les propriétés de la toxine.

von Dungern (62) penche également du côté d'Ehrlich :

1° La combinaison de la toxine diphtérique avec l'antitoxine ne se fait pas d'après le schéma de la combinaison de l'ammoniaque et de l'acide borique.

2° Les phénomènes observés dans la combinaison ne sont admissibles qu'avec la complexité de la toxine diphtérique.

3° Cette complexité s'explique le mieux par la toxone et l'épitoxinoïde. Cette dernière est en quantité remarquable dans le bouillon.

4° La combinaison d'abord faible du poison avec l'antitoxine devient ultérieurement plus stable.

Morgenroth (64), après des expériences sur le cobaye et le lapin, trouve que le cobaye injecté sous la peau supporte autant que le lapin injecté dans les veines, la dose L + et la dose L o sont identiques chez les deux animaux.

En outre, ces mêmes animaux sont 2 1/2 plus sensibles s'ils sont injectés directement dans le cœur.

Il admet donc que la combinaison de la toxine avec l'antitoxine est lente à se produire : elle est plus rapide dans des solutions plus concentrées. Le tissu conjonctif accélère également cette combinaison et lie fortement la toxine, d'où nécrose et chute des poils. 1/6, au minimum 1/8, de la dose mortelle suffit pour produire cet effet. Par tâtonnement, l'auteur trouve la limite des doses qui donne la nécrose, la chute des poils et la paralysie sans phénomène général. Ces réactions ne sont explicables que par la présence de la toxine.

Wassermann et Bruecke (65) ont cherché à démontrer que la toxine se combine à l'antitoxine sans la détruire et que cette combinaison peut se défaire dans l'organisme. Un cobaye, injecté au préalable de suprarénine, reçoit une dose non mortelle de mélange toxine-antitoxine et meurt après 6 jours, alors que le témoin reste indemne.

Cette expérience confirme l'opinion de Meyer et Ransom, que la toxine tétanique remonte le long des cylindraxes, tandis que l'antitoxine prend la voie sanguine et lymphatique. Or ici, la voie sanguine fut fermée par la suprarénine. Donc, il faut admettre que la combinaison toxine-antitoxine peut encore se défaire dans un organisme vivant.

La première preuve convaincante d'un détachement d'amboceptor déjà uni fut donnée par Morgenroth (Münch. med. Woch., 1903, nº 2; voir littérature citée par Ide). Des globules rouges chargés de beaucoup d'amboceptors, lavés de tout liquide imbibant, mis en présence de globules frais, leur abandonnent suffisamment d'amboceptor pour les hémolyser tous.

Sachs (66) travailla aussi la tétanolysine : 1° à 0,7 cm^3 de poison, il additionna 0,8 cm^3 de sérum, puis encore 1.3 de poison 18 heures plus tard; 2° il mélangea directement 2.0 cm^3 de poison à 0.8 cm^3 de sérum. Les deux portions furent ensuite allongées jusqu'à concurrence de 4 cm^3 avec l'eau physiologique. Après 20 minutes, l'auteur en détermina le pouvoir hémolytique. Comme résultat final, le premier contenu se montra 10 fois plus fort que le second. L'expérience, répétée 24 heures après le mélange, donna le même résultat.

D'où il faut aussi conclure à la complexité du poison. La toxine serait dans ce cas une substance qui n'est plus hémolytique sous 10° de température. L'auteur ne put démontrer s'il existe encore en plus de l'épitoxinoïde.

Römer et von Behring (67) ont étudié l'action du courant galvanique sur le poison tétanique, sur l'antitoxine correspondante, et sur le mélange toxine-antitoxine. Les courants faibles rendent les solutions de toxine plus toxiques, et les toxines produisant peu de réaction sont activées par le passage de ces courants. D'autre part, l'antitoxine perdait de son pouvoir. Ensuite, le mélange de toxine et d'antitoxine perdait sa toxicité. A tous ces phénomènes, les auteurs ne donnent pas d'explication ; ils les ont simplement observés.

Kraus et Joachim (68) s'occupent surtout de l'immunité passive par injection d'antitoxine. Celle-ci disparaît après certain temps dans le sang. Elle n'y produit pas d'anti-antitoxine. Ces injections, tout en immunisant d'une façon passive l'organisme, n'y provoquent aucun dommage.

Zanger (69) affirme que la théorie de Ehrlich est forcée dans différents cas et que l'immunité est souvent plus facilement explicable. Les corps en litige se rapprochent par leurs propriétés plutôt des colloïdes que des acides et des bases.

Swellengrebel (70) cherche aussi à simplifier la théorie de Ehrlich. Il suppose dans la molécule toxine plusieurs groupes d'haptophores, auxquels correspond un groupe de toxophore. Il conçoit tous les haptophores identiques, et le receptor également. Ce receptor libéré formerait l'unité d'antitoxine. Donc, pour la neutralisation de la toxine, tous les haptophores sont à lier ; ainsi il faudrait plusieurs molécules d'antitoxine pour une molécule de toxine. Les solutions à haptophores libres intoxiqueraient les animaux sursensibles et seraient en même temps antitoxiques et toxiques.

Löwenstein (71) a trouvé dans les filtrats de bacilles de la diphtérie comme dans ceux des streptocoques la réaction des Catalases de Löwe. La neutralisation de la toxine se ferait indépendamment de ces corps. Les filtrats cités plus haut décomposent vivement l'eau oxygénée sans bleuir la teinture de gayac. La neutralisation des toxines par l'antitoxine se fait autrement que par l'eau ogygénée, car celle-ci décompose la toxine. L'eau oxygénée peut remettre l'antitoxine en liberté dans une solution neutre de toxine-antitoxine.

Moll (98), dans son travail sur les précipitines, croit pouvoir conclure que les receptors albuminoïdes ne sont pas liés par l'anticorps pour former les précipités. Il croit retrouver inattaquée toute la sérine d'une solution sur laquelle une précipitine de cette sérine a agi. Il trouve encore de la

caséine dans une solution saturée d'une anticaséine. Ces analyses, dont il ne donne pas le détail, semblent trop rudimentaires et exposées à trop d'erreurs pour donner de la probabilité à son opinion si divergente, contraire à tant de faits soigneusement observés.

JACOBY (94) constate et commente le fait suivant.

Il produit un sérum anticrotonique. Il constate qu'en ajoutant de très petites quantités d'antilysine à la crotine, l'effet de cette dernière paraît exagéré, au lieu d'avoir faibli. L'explication proposée selon la théorie d'EHRLICH est ingénieuse, mais elle est peut-être fragile : à côté de la toxine (crotine), il y aurait une toxoïde peu toxique, mais plus avide de l'anticorps que la toxine elle-même. EHRLICH et MADSEN appellent pareille toxoïde, prototoxoïde : ainsi les premières masses d'anticorps présentées seraient captées par ces prototoxoïdes. L'affaiblissement de la toxine virulente ne se produirait donc pas : au contraire même, la toxicité de la solution obtenue serait exaspérée ; pour se l'expliquer, il suffit d'admettre que, lorsque le mélange de toxines et de toxoïdes s'attaque aux érythrocytes, les toxoïdes se chargent d'une part des érythrocytes, sans leur faire du mal par la suite. L'immobilisation de ces toxoïdes laisse par conséquent les toxines seules maîtresses des receptors du sang. Cette hypothèse des prototoxoïdes date déjà de 1898 (EHRLICH : Deutsch. med. Wochenschrift).

Disons en terminant qu'on ne saurait assez relire les innombrables faits accumulés par EHRLICH et ses élèves depuis six ans sur la question de l'union des receptors et anticorps. Les publications de 1902 sont surtout importantes pour tous ceux qui veulent juger de ces questions.

ANNEXE. — *Mécanisme de l'hémolyse.*

HANS SACHS a continué ses expériences antérieures démontrant la complexité de l'hémolyse conformément à la théorie d'EHRLICH et de MORGENROTH. A cet effet, il suit les deux méthodes de ces auteurs : par le froid, il sépare l'amboceptor du complément et puis il inactive le sérum pour le réactiver ensuite par un sérum non hémolytique.

I. Il observa qu'un sérum fœtal d'une espèce donnée ne contient en général pas l'hémolysine du sérum d'adulte. Cette propriété hémolytique fut facilement conquise par addition de sérum d'adulte inactivé. Ainsi le sérum de fœtus de vache, qui ne dissout pas le sang

de cobaye, peut être rendu actif par du sérum inactif de vache adulte : 0.5 cm^3 de sérum fœtal plus 1 cm^3 d'une émulsion de sang de cobaye à 5 % ne donna rien. L'addition de 0,3 cm^3 de sérum inactif d'adulte suffit pour provoquer l'hémolyse presque complète. De même, le sérum fœtal de vache ne dissout pas le sang de lapin, à moins d'être activé par le sérum d'adulte : 1.0, 0.5, 0.31 cm^3 avec 1 cm^3 d'émulsion de sang de lapin à 5 % n'ont produit l'hémolyse qu'activés par 0.5 cm^3 de sérum d'adulte inactif.

Ensuite, il essaie d'enlever l'amboceptor du sérum en le mettant à 0° pendant 3 heures en contact avec une émulsion de sang de lapin, mais le résultat en est négatif et l'hémolyse s'obtient quand même. Aussi, par digestion à 37°, l'amboceptor de vache est-il peu lié par l'hématie du lapin. D'où il faut admettre que l'amboceptor, en lui-même peu avide, se lie réellement aux hématies, mais que son avidité devient grande après sa réunion au complément.

II. Le sérum de chien ne dissout pas le sang de lapin. Mais cette fois, l'auteur n'a pas de sérum de fœtus à sa disposition, seulement le sérum de chien a des compléments en excès. Ainsi, des composants non actifs deviennent actifs par addition de quantités non actives par elles-mêmes : 0.075 cm^3 de sérum actif de chien donne avec 0.35 cm^3 de sérum inactif une hémolyse complète.

III. L'action de solutions salines concentrées fait obstacle à l'hémolyse.

Deux séries de tubes contiennent chacune 0.5 cm^3 d'émulsion de sang de cobaye 20 %, 0.2 cm^3 de solution saline (NaCl 9 %) et une certaine quantité de sérum actif de chien; au tout, on additionne encore du 0.85 % NaCl. Après 2 heures à 37°, aucune hémolyse ne se fait. Le filtrat additionné ensuite d'une goutte de sang de cobaye est dilué avec 1.3 cm^3 d'eau. La série A reçoit enfin de la solution saline à 85 %; la série B, 0,2 de sérum inactif de chien.

En présence de solution saline, il fallut 0,3 cm^3 de sérum actif de chien pour déterminer une certaine hémolyse; avec du sérum inactif de chien, 0,075 cm^3 suffirent pour donner une trace d'hémolyse.

L'auteur conclut que l'hémolyse, soit normale soit artificielle, se fait conformément aux hypothèses d'Ehrlich et de Morgenroth.

Quinan (99), chercheur californien, étudie l'hémolyse, qu'il nomme éry-

throlyse. Il isole l'euglobuline, la pseudoglobuline et l'albumine d'un sérum hémolytique et constate qu'aucune de ces substances isolées ne produit à elle seule l'hémolyse. Remarquons que l'auteur semble oublier constamment que pour obtenir une hémolyse, il faut des alexines, et que celles-ci ne résistent pas aux manipulations analytiques des albuminoïdes ni même à la dialyse. Les multiples constatations, déjà anciennes, à ce sujet ne sont donc pas infirmées par ce travail dissident, et les conclusions que l'auteur applique aux anticorps spécifiques pourraient tout au plus s'appliquer aux alexines; et en ce cas, elles n'ont plus rien de neuf pour les Européens. Quant aux anticorps spécifiques les plus variés, malgré QUINAN, ils se sont constamment trouvés parmi les précipités de pseudoglobulines ou d'euglobulines [DIEUDONNÉ, LEMAIRE et IDE, WOLF, LEBLANC, PICK et SPIRO, RODHAIN (90)].

Dans l'étude de l'immunité naturelle, KRAUS et LIPPSCHÜTZ (85) ont trouvé chez le cheval et la chèvre une antihémolysine normale, qui met les hématies à l'abri de la dissolution comme ferait le sérum d'animaux immunisés. Cette antihémolysine normale a cependant des limites plus restreintes que l'antihémolysine obtenue par immunité artificielle.

CHAPITRE IV.

Action élective des précipitines et des anticorps en général.

L'action si élective des anticorps pour les microbes, les cellules ou les albuminoïdes injectés, est encore l'objet de divergences d'opinion, d'ordre plutôt théorique.

Cette électivité se constate le plus clairement dans les précipitines qui se forment après l'injection des protéïdes isolés du sérum. LEBLANC, en faisant des antisérines qui ne précipitaient pas les globulines et réciproquement des antipseudoglobulines qui ne touchaient ni aux euglobulines ni aux sérines, mit en avant la théorie de la formation d'un anticorps pour chaque substance albuminoïde. Le Prof. IDE (77), qui fit la précédente revue des travaux, a traité au long l'historique de cette question spéciale. Nous résumons en quelques lignes l'état de cette question pour donner ensuite les travaux récents.

D'abord, il faut mettre à part la question de la spécificité des précipitines telle que les médecins légistes l'appliquent depuis les travaux de vulgarisation de WASSERMANN et UHLENHUTH. L'antisérum-cheval précipite fort le sérum-cheval et aussi un peu les sérum-vache, sérum-homme, etc., de sorte qu'il n'est pas question d'une action élective sur l'espèce animal, d'une Art-reaction. Les antisérums intenses permettent d'en faire un contrôle évident. Le livre de NUTTALL (36) réunit d'innombrables observations à ce sujet.

Il est donc très probable qu'il existe dans les espèces animales différentes substances communes, ou seulement des substances qui ont dans leur structure moléculaire des portions communes, des receptors communs, dirait EHRLICH, pour réserver toutes les possibilités.

Aussi les antisérums qui ne sont pas spécifiques peuvent être rendus rigoureusement spécifiques par absorption élective. Un anti-sérum de cheval, qui troublait faiblement du sérum de vache, peut satisfaire son affinité pour le sérum de vache et précipiter encore le sérum de cheval.

Il est vrai que l'addition de sérum de vache à cet antisérum peut avoir introduit un dissolvant des précipitats de vache, ou quelque autre agent troublant, non soupçonné. Néanmoins, l'explication la plus probable est celle de l'absorption élective d'un receptor commun. La même hypothèse basée sur les mêmes faits a été d'ailleurs émise pour les anticorps s'attaquant à des cellules diverses d'un même animal obtenus par l'injection d'une seule espèce de ces cellules.

Pour les précipitines d'albuminoïdes divers d'un même sérum, la question est plus difficile à résoudre et plus importante au point de vue général. Si l'action n'est pas rigoureusement élective pour ces anticorps, nous sommes obligé d'admettre que la précipitine n'est pas *chimiquement ou moléculairement élective* : nous serions obligé d'admettre par exemple que l'antisérine peut encore s'accrocher à l'un ou l'autre des crochets haptophores de la pseudoglobuline.

Mais il se présente ici des difficultés de technique qui mettent en doute la valeur de beaucoup d'observations. Les méthodes de séparation des divers protéïdes d'un même sérum sont pleines de difficultés : et on ne peut conclure de résultats négatifs concernant l'électivité, si on ne s'est pas imposé les contrôles les plus rigoureux.

C'est pour tourner cette difficulté que M. IDE a fait exécuter à son laboratoire des expériences d'absorption élective sur les antisérines et anti-

globulines (77). Ces expériences devant être exposées dans le travail de M. NACHTERGAEL qui suit le nôtre dans cette même revue, nous nous abstenons d'en parler plus longuement.

Depuis la fin de 1902, quelques travaux ont encore paru sur cette question.

MOLL (98) fait des précipitines d'albuminoïdes du sérum et ne constate aucune spécificité rigoureuse; mais il ne nous donne ni détail ni contrôle de ses expériences. La question est trop difficile pour être approchée de sa solution par des observations aussi simples.

SACCONAGHI (78) laissa digérer du sérum de cheval à la pepsine et à la trypsine. Les solutions résultant de cette digestion furent ensuite injectées pendant longtemps à des lapins. Ces animaux donnaient des sérums précipitant chaque solution employée à l'immunisation. Cette précipitation ne fut en aucune façon diminuée après une digestion préalable du sérum pendant une demi-heure à 56° et 60° C.

Il serait très erroné d'en conclure que l'injection de peptones donne des anticorps. Les digestions trypsiniques sont toujours incomplètes, et les digestions pepsiniques de sérums complets sont très suspectes du même défaut. Voir à ce point de vue la littérature de M. IDE (77).

PALTAUF (81), dans un article sur la précipitation et l'agglutination, fait le parallèle de ces deux réactions, en rapprochant diverses observations antérieures. Ainsi KRAUSS reconnaît des relations entre l'agglutinine et la précipitine. WINTERBERG avance que l'injection des filtrats de cultures produisent l'agglutinine et la précipitine. KOCH croit que les substances qui se précipitent et s'agglutinent sont des substances semblables. KRAUS et VON PIRQUET trouvent que, en diluant le sérum antityphique par addition de filtrat de culture, le pouvoir précipitant diminue plus vite que le pouvoir agglutinant, donc qu'il faut moins de substance agglutinante que de substance précipitante pour fournir les réactions respectives. D'après RADJEWSKI et BELJAEFF, après avoir épuisé du sérum immunisé le pouvoir précipitant, le pouvoir agglutinant reste encore indemne, ce que WASSERMANN confirme. PICK a chauffé à 60° du sérum antityphique et reconnait que celui-ci ne précipite plus, tout en continuant à agglutiner.

L'auteur, qui est très autorisé dans ces questions, croit qu'il existe des haptophores communs avec des groupes actifs différents, la précipitation et l'agglutination seraient des phénomènes partiels.

Nous estimons ces faits de microbiologie très peu aptes à élucider ces questions. Si l'on arrive à prouver l'existence d'haptophores communs, ce sera sans doute dans les divers protéïdes d'un même sérum; or, il est permis de douter de leur existence dans ce cas.

Les expériences de NACHTERGAEL sur l'existence de plusieurs sérines et antisérines pour un même sérum apportent un grand argument pour l'électivité moléculaire des précipitines : nous renvoyons pour le détail au mémoire suivant.

CHAPITRE V.

Multiplicité des alexines.

Les alexines sont aussi nommées couramment *compléments* par l'école d'EHRLICH, ou *cytases* par l'école de METCHNIKOFF, sans compter de multiples dénominations isolées qui ne se sont pas vulgarisées. Leur étude est très difficile, parce que leur nature reste énigmatique. Leur appliquer une définition rigoureuse est impossible, et toute tentative prématurée dans ce sens ne ferait que soulever d'inutiles discussions. Appelons alexines tous ces agents fragiles, qui détruisent les cellules ou microbes préparés par l'action des Immunkörper. Ne refusons pas le nom d'alexine à l'un ou l'autre de ces agents mystérieux parce qu'il présente une variation dans un caractère quelconque qu'on a cru constant jusqu'ici : tout ce domaine est trop obscur.

Depuis quatre ans, la multiplicité et la variété des alexines, réunies parfois dans un seul sérum, deviennent de plus en plus évidentes.

Mais il faut d'abord mettre à part un groupe de substances, qui se laissent bien extraire des cellules et provoquent la dissolution des hématies, mais dont les propriétés physiques ne permettent pas de les classer dans la catégorie des alexines. Ce sont ces compléments thermostables, résistant à des chaleurs de 120° au moins, qui ont surgi dans la littérature en l'année 1902, grâce aux recherches de KORSCHUN et MORGENROTH, DONATH, LANDSTEINER, DÖMENY, KYES et SACHS. Ces lysines se sont montrées solubles dans l'alcool, l'éther et le chloroforme et semblent appartenir pour la plupart au groupe chimique des acides gras, les savons et les lécithines. Le

travail de KYES et SACHS (1903, Berl. kl. Woch., nos 2-4) est à lire concernant cette question.

LEVADITI (5) démontre que ces fausses alexines apparaissent surtout par l'autolyse des tissus riches en cellules, les ganglions, la rate, etc.

Le suc extrait à frais des ganglions ne possède qu'un faible pouvoir cytolytique dû à des alexines vraies. Mais en abandonnant ce suc, pendant quelques heures, à l'action de ses propres ferments protéolytiques (le terme « diastase » est mal choisi ici), il s'y développe des agents hémolysants nouveaux très puissants, mais qui ne sont pas des alexines : car la chaleur ne les détruit pas et leurs caractères physiques les rapprochent des savons et des lécithines.

Quant au ferment protéolytique qui opère l'autolyse des tissus et met ces fausses alexines en liberté, il est thermolabile et pourtant on ne peut le confondre avec les alexines d'après une expérience de LEVADITI, p. 204, l. c.

Ces faits nous montrent à quelle complexité de phénomènes on se heurte en faisant des extraits d'organes à basse température : la chimie physiologique a connu de nombreuses surprises analogues.

De petites quantités de vraies alexines contenues dans un suc frais d'organes ne peuvent donc être révélées avec sûreté que grâce à de multiples précautions. Combien de travaux anciens sur la présence d'alexines en divers milieux deviennent suspects du chef de ces circonstances trompeuses.

Pour les vraies alexines elles-mêmes, des constatations de plus en plus fréquentes montrent qu'elles peuvent être *multiples* dans un même milieu.

Le même mémoire de LEVADITI (5) nous fait distinguer celle qui s'attaque aux globules rouges (cytase hémolytique) et celle qui s'attaque aux bactéries (cytase bactériolytique).

Rappelons les compléments résistant aux températures de 60° découverts par hasard chez des chèvres normales par EHRLICH et MORGENROTH, en 1900. Et déjà en 1902, TARASSEVITCH [1] eut l'occasion de reproduire toute une série de cas où la présence de plusieurs alexines avait été constatée. Une certitude absolue ne ressort pas de chaque expérience, car dans un sujet aussi difficile, il reste toujours des doutes.

Cette année même apporte par les travaux de deux de nos compa-

(1) Annales de l'Institut PASTEUR, 1902. p. 130.

triotes un élément de trouble inattendu. Pirenne (15) et Remy (7 et 8) étudient tous deux le pouvoir bactéricide pour le charbon dans le sérum normal de rat. Abstraction faite des divergences qui séparent nos confrères dans l'interprétation de leurs résultats, les faits qu'ils présentent sont très intéressants et il en résulte à l'évidence que la bactérie du charbon et les bactéries apparentées subissent l'action d'une alexine exceptionnelle. En effet, elle ne se détruit qu'à la température de 64°, elle se conserve longtemps, même à la lumière solaire; elle filtre beaucoup plus facilement que les alexines ordinaires. Si pourtant il s'agit d'une vraie alexine, comme les expériences de Remy le démontrent assez bien, nous devrions conclure des multiples expériences de Pirenne et de Remy qu'il existe deux alexines dans le sérum de rat, la première hémolytique et vibrionicide, et la seconde bactéridicide : cette seconde serait tellement méconnaissable qu'au laboratoire de Liège on doute de sa nature alexique.

Si maintenant il fallait entrevoir, d'après Metchnikoff et ses élèves, que la première des deux alexines de ce sérum se laissera subdiviser en une *macrocytase* attaquant les hématies et les cellules, et une *microcytase* attaquant les microbes, cela permettrait déjà de distinguer trois alexines plus ou moins électives dans le même sérum. Ainsi, les écoles franco-belges arriveraient spontanément à cette conception des alexines multiples et partiellement électives, telle que Ehrlich et ses collaborateurs l'ont conçue en l'appuyant de faits assez probants (voir Berl. kl. Woch., 1902, n°s 14, 15, 21, 27 et 35).

Il existe donc certainement dans la nature une grande variété des substances qu'on désigne comme alexines. Même il a été possible de confondre avec elles des corps qui se sont révélés ultérieurement comme savons ou lécithines.

Quelle réserve extrême il faudra donc avant de pouvoir affirmer qu'un liquide ou un genre de cellules ne possède pas d'alexines ou en possède. A fortiori, combien il faudra de précautions pour reconnaître l'origine de ces corps.

Chapitre VI.

Lieu de formation des alexines.

Il était naturel de se demander dès le début quels organes ou cellules fabriquent ces substances, et Metchnikoff a jeté les premiers soupçons sur

les globules blancs du sang, dont il avait découvert tant de propriétés remarquables.

Nous ne rappellerons pas les discussions anciennes sur ce sujet; une critique historique assez détaillée en a été faite par FALLOISE (6).

Il est admis maintenant, même par METCHNIKOFF, que les globules blancs vivants ne sécrètent pas l'alexine; ce n'est qu'altérés ou désagrégés qu'ils libèreraient l'alexine : donc, le plasma riche en globules *polynucléaires* vivants ne contient pas plus de microcytase que le plasma pauvre : beaucoup d'expériences anciennes et certaines observations récentes en font encore foi (9).

Il est admis que les globules *mononucléaires* ne fournissent pas de microcytase ni pendant leur vie ni après leur destruction.

Parmi les produits d'extraction des leucocytes polynucléaires, il y a de l'alexine; il en est de même de l'extrait des organes qui sont considérés comme les foyers de formation de ces leucocytes : les ganglions et la rate. Toutefois, la quantité d'alexine contenue dans ces organes est très petite proportionnellement à celle qu'on trouve dans le sérum. Il faut faire des extraits concentrés pour obtenir de l'effet, alors que le sérum de beaucoup d'animaux se montre très riche en alexines.

Le pouvoir bactéricide s'étudie depuis bientôt quinze ans; il préoccupait les bactériologistes avant la découverte des antitoxines, alexines, etc.; on ne tarda pas à établir ce paradoxe que des animaux dont le sérum était très bactéricide s'infectaient facilement quand on leur injectait les microbes dans le sang. Il fallait bien reconnaître que le sang inaltéré ne devait pas jouer le même rôle que le sérum in vitro, si non tous les microbes infectés auraient dû subir l'action bactéricide. Dès lors, il était légitime d'établir que le pouvoir bactéricide se développe pendant la coagulation du sang, et METCHNIKOFF, faisant un pas de plus, ne considéra ici comme facteur important dans la coagulation que la destruction des leucocytes.

Les recherches plus récentes ayant désigné des rôles distincts à l'amboceptor et à l'alexine dans le mécanisme du pouvoir bactéricide, l'influence de la coagulation ne fut pas longtemps admise pour l'amboceptor du sérum. Il ne s'agit donc plus que de répondre à la question : l'alexine préexiste-t-elle dans le plasma?

Mais remarquons bien qu'il y a là deux pas à faire pour la théorie de METCHNIKOFF : 1° prouver que la coagulation met les alexines en liberté, 2° prouver que c'est l'altération des leucocytes qui est le facteur important dans la coagulation.

Le plasma contient-il des alexines?

Notre compatriote Falloise a exposé en 1903 (6) un historique étendu de cette question et relate les nombreux faits pour et contre la théorie. Et depuis lors, les contradictions, apparentes du moins, n'en continuent pas moins à surgir entre les expérimentateurs.

Il nous semble qu'il faut placer en première ligne ce même travail de Falloise, d'autant plus que cet auteur reconnait avoir commencé ses recherches avec le vif espoir de confirmer la théorie de Metchnikoff et il n'a rencontré que des faits contraires à cette théorie.

Falloise étudie la présence de l'alexine hémolytique de sangs normaux (chien, lapin, bœuf, mouton, porc, coq). Il prépare le plasma par toutes les méthodes connues (propeptone, extrait de sangsue, oxalates, fluorures, vase paraffiné, veine isolée), et il trouve des alexines dans les divers plasmas, où elles sont aussi abondantes que dans les sérums correspondants. De plus, il montre que plusieurs des objections formulées contre ces méthodes par Metchnikoff ne se confirment pas, pour autant que l'expérimentation puisse les atteindre. Ce travail de Falloise nous paraît très important, car pour cette question les résultats positifs sont plus significatifs que les résultats négatifs.

Ces observations sont confirmées par les travaux suivants qui ont aussi rapport à l'alexine ou complément hémolytique.

Sachs (38), en dosant les compléments après l'injection de sang étranger au lapin, constate que, vers le 3e ou 4e jour, la teneur en compléments baisse notablement : or, c'est le moment de la disparition des globules étrangers. L'auteur considère comme très probable que les compléments sont employés pour cette disparition : il faut donc qu'ils préexistent dans le plasma. L'objection de Levaditi (Ann. de l'Institut Pasteur, 1901) que l'injection de substances étrangères détruit les globules blancs ne semble pas acceptable ici, puisque cette diminution des compléments ne survient que plusieurs jours après l'injection.

Simnitzky (9) se demande aussi si le complément circule librement dans le plasma sanguin vivant. Voici comment il a expérimenté. Des corpuscules sanguins de bœuf sont décantés et lavés à l'eau physiologique, puis injectés à un lapin. L'animal est ensuite examiné sous le rapport de la quantité de complément du sérum, comme du nombre de leucocytes.

Le sérum de lapin normal ne dissout pas le sang de bœuf, parce que le complément normal de ce sérum ne se fixe pas aux hématies de bœuf. Il y

existe cependant des variations individuelles, des exceptions. Cette injection de sang de bœuf change le nombre des leucocytes; reste à voir si elle influence le complément en quantité.

Les 8 lapins, pesant entre 1735 grs et 2450 grs et injectés de globules sanguins provenant de 17 cm^3 à 28 cm^3 de sang, sont examinés après 20 minutes et fréquemment pendant 24 heures; ils donnent tous un résultat semblable : le nombre de leucocytes diminue et la quantité de complément reste immuable.

Ce résultat est confirmé par les expériences de Bellei (10). Il injecte d'abord à un lapin des corpuscules sanguins de cobaye pour obtenir du sérum anticobaye. Celui-ci est introduit dans la cavité péritonéale de trois cobayes aux doses respectives de 5, 2 et 1 cm^3 après avoir été rendu inactif par une température de 56° pendant une demi-heure. Dans les trois cas, le plasma et le sérum furent rougis; dans les deux premiers, le sérum fut plus riche en hémoglobine que le plasma.

Dans deux autres expériences, avec des quantités d'antisérum moindres, de 0,2 à 0,00156 cm^3, in vitro en présence du sang de cobaye à 1/10, l'hémolyse y fut complète après une demi-heure.

Dans trois nouvelles expériences identiques, l'auteur mesura l'hémoglobine dissoute à l'hémoglobinomètre.

Neuf dernières expériences faites dans le même sens que les trois premières par injection intrapéritonéale donnèrent toujours le même résultat, c'est-à-dire hémolyse tout aussi prononcée dans le sérum que dans le plasma, toujours accompagnée d'hémoglobinurie. Somme toute, le plasma se montra hémolytique à peu près au même degré que le sérum.

D'où l'auteur conclut que l'alexine circule déjà dans le sang avant la mort du leucocyte.

Löwit et Schwarz (53) n'ont rencontré aucun plasma exempt de ferment. Ainsi la question de l'existence d'un pouvoir bactéricide du sang normal reste pendante pour ces auteurs. Enfin ils concluent à l'insuffisance des méthodes actuelles.

Herman (1) trouve en faveur de la thèse contraire différentes observations, mais il étudie l'alexine bactéricide du charbon que nous savons être toute spéciale. Le plasma sanguin est obtenu dans le vaisseau même chez le cheval par la pesanteur, chez le lapin, le cobaye et le rat par centrifugation. L'auteur examine d'abord le pouvoir bactéricide du sérum normal de rat blanc en présence de bacilles de l'anthrax et trouve que ces bacilles,

après l'action du plasma additionné de sérum, produisent sur gélose des filaments plus pâles et moins réfringents qu'après l'action du plasma additionné de solution physiologique.

Seconde expérience : le mélange de plasma de poule et d'une émulsion d'hématies de lapin d'une part, d'autre part le mélange de sérum de poule et des globules rouges de lapin démontrent simplement un pouvoir agglutinant pour le plasma, alors que le sérum est en même temps hémolytique (l'agglutination exerce son pouvoir sans alexine, l'hémolyse ne peut se faire sans elle).

L'auteur a encore immunisé des lapins contre le bacille typhique et le bacille de Sirault. Ici, dans les deux cas, le sérum et le plasma se sont montrés également agglutinants. Un cobaye immunisé avec le vibrion chériforme donna un sérum agglutinant, plus ou moins bactériolytique, tandis que le plasma n'altère pas le vibrion.

Enfin, le plasma d'un cobaye rendu fortement hémolytique pour le lapin, dissolvait moins rapidement les globules rouges que le sérum correspondant.

Kisskalt (86) avance que le pouvoir protecteur de l'organisme est situé dans les leucocytes grâce à la phagocytose; que l'immunité naturelle n'est pas préformée dans le sérum. La virulence du microbe serait due à la résistance des leucocytes.

Il s'agit précisément de savoir si la phagocytose n'est pas due à une action antérieure des plasmas.

Chapitre VII.

Lieu de formation des anticorps.

Nous comprenons comme anticorps tous les Immunkörper des Allemands, aussi bien les agglutinines et les sensibilisatrices que les précipitines et les antitoxines. Tous ces corps se rapprochent des substances albuminoïdes, spécialement des globulines du sérum, avec lesquelles ils ont beaucoup de qualités communes : tous ces corps ont une action très élective, si non rigoureusement spécifique. Jusqu'ici, rien ne nous autorise à admettre une origine différente pour chaque groupe d'anticorps; il est vrai que rien ne s'oppose non plus à cette conception.

D'autre part, il est déjà très probable qu'il n'y a rien de commun entre les tissus producteurs d'anticorps et les producteurs d'alexines.

Il est reconnu que même l'extrait de globules blancs circulant dans le plasma ne livre pas les anticorps. En effet, l'extrait aqueux des leucocytes libres du sang ne fournit aucun corps intermédiaire, Immunkörper, sensibilisatrice, agglutinine ou antitoxine.

Ensuite, le plasma se montre indubitablement chargé d'anticorps dès avant toute coagulation. Il y a des auteurs récents qui mettent encore ce fait en discussion; ces auteurs sont sans doute induits en erreur par les discussions qui s'élèvent encore sur l'origine des alexines.

Pour la production des anticorps, les soupçons se portent sur les organes leucopoïétiques : moelle osseuse, rate, ganglions; malheureusement, les résultats catégoriques se font attendre tout comme pour les alexines.

Parcourons les faits nouveaux.

Levaditi (5) compare l'apparition d'immobilisines dans le sang et dans les extraits d'organes du lapin après l'injection de spirilles. Ces spirilles injectés vivants pénètrent dans le sang et, par conséquent, dans tous les organes. L'Immunkörper apparaît dans la rate, les ganglions lymphatiques, l'épiploon et la moelle osseuse vers le 5e jour après l'injection, en même temps que dans le sérum : à ce moment, l'extrait d'autres organes-témoins est inactif. Toutes les précautions semblent prises pour être à l'abri de fortes illusions. Dans une seule observation, la moelle osseuse paraît active au 4e jour, alors que le sérum est encore inactif. L'auteur considère cette observation comme précieuse pour sa thèse; pour les lecteurs, elle aura la valeur de toutes les observations isolées.

L'auteur rappelle dans son mémoire les travaux de Pfeiffer et Marx, de Wassermann et de Deutsch, qui ont constaté des faits parallèles pour d'autres anticorps. Il discute à la fin l'origine leucocytaire des anticorps, tout en reconnaissant à son tour que les leucocytes circulant dans le sang ne contiennent pas d'amboceptors.

La note académique de Kraus et Levaditi (14) est trop peu documentée pour nous prouver que les précipitines (après injection intrapéritonéale) apparaissent dans les extraits d'épiploon avant d'apparaître dans le sérum sanguin.

Figari (2 et 3) pense que l'antitoxine et l'agglutinine ne circulent pas librement dans le sang. Dans la tuberculose, ces substances se trouvent en petite quantité dans le plasma, mais en masses plus considérables dans les parties figurées du sang.

Antérieurement, le même auteur a déjà relaté que, d'après Maragliano,

comme d'après Arloing et Courmont, le sérum de cheval et de vache immunisés est beaucoup plus agglutinant si on lui ajoute de l'extrait de corpuscules blancs. Donc encore une fois, le pouvoir agglutinant trouverait son origine dans les éléments figurés.

Donath et Landsteiner (4) n'affirment pas catégoriquement où les substances actives du sérum surgissent, mais avancent seulement l'hypothèse probable que ces substances viendraient de l'appareil lymphatique.

Dans ce sujet, il se manifeste encore beaucoup d'opinions tendancieuses. Nous n'avons aucun intérêt à noter ces préférences théoriques, plus nuisibles qu'utiles à la recherche de la vérité. De fait, on ne trouve guère d'organes méritant sans restriction le titre de producteurs d'anticorps ni par la précocité spéciale de leur provision d'anticorps, ni par leur richesse en anticorps. Si on voulait renverser le raisonnement de beaucoup d'observateurs, on prouverait aussi bien que la source des anticorps se trouve dans le plasma même.

Certains organes leucopoïétiques contiennent des anticorps au moment ou d'autres, comme le foie, les reins, les poumons, n'en contiennent pas encore; mais c'est tantôt l'un, tantôt l'autre qui mérite les plus sérieux soupçons d'après l'animal en expérience. Rappelons que de plus, dans les cas où la rate paraissait devoir se mettre au premier rang, l'enlèvement préalable de la rate ne semblait guère retarder l'apparition des anticorps : l'enlèvement de la rate chez un animal déjà vacciné diminuait la richesse en anticorps, mais l'opération elle-même avec ses conséquences opératoires pourrait bien être incriminée dans le trouble survenu.

Enfin, si on compare le sérum et l'extrait des organes leucopoïétiques, le sérum reste au tout premier rang, tant pour la précocité de l'apparition des anticorps que pour la richesse de sa provision à n'importe quel moment.

Les réserves exprimées par Deutsch en 1899 pour les agglutinines (Ann. de l'Institut Pasteur, p. 720) nous semblent toujours applicables.

Chapitre VIII.

Influences secondaires.

Nuttall (36) a élaboré une méthode pour mesurer exactement le volume des précipités formés par les précipitines. Le dépôt formé après 24 heures est aspiré dans des tubes de calibre connu et la hauteur de la

colonne aspirée est mesurée soigneusement. Que cette appréciation vaille mieux que celle de la hauteur du dépôt dans un tube quelconque, nous le voulons bien; mais il y a tant de facteurs secondaires qui modifient l'action des précipitines, qu'il ne saurait être question de mesurer ainsi la force réelle d'une précipitine.

On connaît déjà de multiples influences adjuvantes ou inhibantes qui s'exercent sur les agglutinines et les précipitines. L'interprétation des phénomènes est toujours très difficile : tantôt il ne semble être question que de conditions physiques (présence de NaCl), tantôt il faut soupçonner des facteurs plus intimes, agglutinoïdes et précipitinoïdes.

Michaelis (92) met en évidence une série de facteurs qui empêchent l'action des précipitines; la plupart des faits signalés ne sont que la confirmation plus précise d'observations antérieures : 1° toute espèce de solutions albumineuses, à haute dose d'environ 10 : 1, empêche la formation des précipités; 2° l'excès de précipitable exerce la même action à des doses bien moindres, mais d'une manière spécifique; 3° la précipitine chauffée vers 68 à 70° est fort retardée et affaiblie dans son action, mais l'auteur retire à ce propos son hypothèse émise en 1902, en vertu de laquelle la précipitine serait composée d'un amboceptor et d'un complément; 4° la précipitine chauffée à 72° empêche l'action de la précipitine fraîche grâce à la formation probable d'une précipitinoïde. Tous ces points sont illustrés par des expériences comparées en série, très claires et convaincantes. L'auteur cite les auteurs allemands qui ont déjà traité ces mêmes questions.

Oppenheimer (95) mesure chez des lapins l'élimination d'albumine par les urines après l'injection de blanc d'œuf, de sérum de cheval ou de bœuf. Il constate que le blanc d'œuf injecté provoque une albuminurie, mais l'albumine urinaire ne représente dans une série d'expériences qu'une proportion variant de 0 à 64 % de l'albumine injectée. Il ne vérifie pas si cette albumine urinaire est une partie de l'albumine injectée. L'auteur conclut que l'albumine injectée est en partie retenue et utilisée par l'organisme. Il ne voit que peu de relation entre l'immunité acquise et l'albuminurie (contra Hamburger). Enfin, il estime que l'injection d'albumines étrangères ne doit pas provoquer d'aussi graves néphrites que le pensent Lemoine et Linossier.

Remarquons toutefois que le sérum de cheval est le moins toxique des sérums : le blanc d'œuf est aussi très peu toxique. L'unique injection du sérum très toxique de bœuf à la haute dose de 30 cc. pour un lapin IV,

dont le poids n'est pas indiqué, ne donne pas d'albuminurie; cela mériterait contrôle.

Oppenheimer (96) croit devoir démontrer encore que l'absence d'action de la trypsine sur les anticorps n'est qu'une illusion due à la difficulté de détruire complétement les albuminoïdes par la trypsine. Cette question a été résolue dans ce sens par Leblanc en 1901 (La Cellule), alors que toute une bibliographie sur cette question spéciale avait déjà surgi antérieurement. Depuis lors, cette question a encore été reprise plusieurs fois.

Un autre travail d'Oppenheimer et Aron (97) étudie in extenso la résistance du sérum à la trypsine : il est heureux que ce fait soit de plus en plus mis en relief, il semble trop peu connu des expérimentateurs de l'immunité.

Merkel (79) eut l'occasion de constater l'hérédité du pouvoir précipitant des sérums. Voici son observation plus détaillée : Un lapin mâle et une femelle, tous deux immunisés contre le sang humain, eurent cinq jeunes. Deux de ceux-ci furent sacrifiés avant qu'ils n'eurent pris le lait maternel. Leurs sérums donnaient avec le sérum humain un précipité net, quoique moins abondant que celui provoqué par le sérum de la mère. Malheureusement, les trois jeunes restants sont morts trop tôt pour voir si ce pouvoir précipitant se serait maintenu comme tel ou conservé par la lactation. La transmissibilité des anticorps de la femelle à son fœtus fut prouvée par Ehrlich il y a 10 ans, au moyen de l'antiricine.

Kreidl et Mandl (48) ont constaté que l'hémolysine d'immunisation peut se reporter du fœtus à la mère, alors que le sang de celle-ci ne contient pas d'hémolysine. Ainsi chez des chèvres, ils ont injecté du sang de vache à un ou plusieurs fœtus. La présence d'hémolysine dans le sérum maternel fut constatée, même dans une observation prolongée.

Aussi dans les premiers stades comme dans les derniers stades de la vie intrautérine, l'organisme peut-il produire l'hémolysine.

Czeczowiczka (49) mit en expérience 80 animaux et trouva que l'hémolysine comme la cytotoxine produit la dégénérescence *graisseuse* ordinaire de l'appareil lymphatique et non pas une dégénérescence spéciale.

Müller (35) étudie l'influence de la nutrition sur la production des anticorps. Pour certaines espèces de microbes, le pouvoir agglutinant diminue pendant l'état de jeûne de l'animal (pigeon), alors que pour d'autres genres de microorganismes ce pouvoir s'accentue. Il est également à remarquer que la résistance de l'animal ne va pas parallèlement avec le pouvoir agglutinant de son sérum.

Le changement d'alimentation comme l'absorption d'alcool produisirent une sensibilité plus grande pour différentes bactéries.

Donc, la production d'anticorps a certains rapports avec la nutrition et l'alimentation.

NAGELSCHMIDT (80) démontre l'existence d'une précipitine latente dans le sang humain défibriné. Chez trois des quatre lapins immunisés contre le sang humain, le sérum précipitait avec l'hémoglobine humaine, le quatrième ne donnait pas cette réaction : seulement, on put le réactiver par addition de sang défibriné humain.

Ensuite, sept sérums différents restaient inactifs sur douze en présence d'une solution de sang défibriné, alors que tous sans exception précipitaient une solution de corpuscules sanguins.

D'où il faut conclure qu'il existe une iso- ou autoprécipitine latente.

SIMNITZKY (9) s'occupe du dosage des compléments dans le sérum d'animaux. Il rechercha d'abord la quantité de complément contenue dans le sérum de lapin. 56 lapins furent observés sous ce rapport, parmi lesquels 10 étaient dans des conditions parfaitement identiques (même nourriture, examen à la même heure).

1/20 de cm^3 de sérum additionné à 1/2 cm^3 d'émulsion de globules rouges de bœuf dans la solution physiologique est nécessaire dans 30 cas pour obtenir une hémolyse complète. Dans les 26 autres cas, il fallut 1/30 cm^3. Avec 1/40 cm^3, l'hémolyse fut faite chez 27, ébauchée chez 5. Pas d'hémolyse du tout à 1/50 chez 26 lapins et à 1/60 chez 30 derniers.

Ce qui confirme l'idée de VON DUNGERN qu'on trouve un complément dans tout sérum normal de lapin, tout en y admettant des variations individuelles.

Chez deux lapins ayant des abcès, le complément fut trouvé en moindre quantité, comme le dit également METALNIKOFF.

Ensuite, le complément agit dans des atmosphères artificielles (l'oxygène fut raréfié, ou enrichi de CO_2, H ou CO) d'une façon toujours identique.

Il nous arrive assez brusquement de divers côtés un peu de lumière sur cette énigmatique question de la réaction spécifique des toxines, telle que la tuberculine de KOCH nous la montre depuis 14 ans.

Les expériences et explications de v. PIRQUET (83) sont les plus significatives à ce point de vue. Il observe d'abord des enfants injectés à diffé-

rentes reprises de sérum en quantité notable; puis il fait systématiquement des injections de sérum au lapin. Et il constate que les phénomènes réactionnels du sérum (fièvre, douleurs, éruption cutanée) paraissent après une période d'incubation de plus en plus courte et que la réaction devient de plus en plus locale. La réaction se produit au moment même où le sérum injecté disparaît de la circulation. Or, l'animal immunisé, contenant des précipitines, immobilise et transforme très tôt la masse étrangère; l'animal non immunisé commence peu à peu à faire des précipitines après la première injection, l'albumine étrangère est à peine entamée au début; puis au moment où les précipitines deviennent abondantes, la transformation des albumines injectées devient rapide et la réaction éclate.

Ces vues sont en concordance avec divers faits. Behring (84) étudie depuis quelque temps la Ueberempfindligkeit, la sensibilité exagérée aux tuberculines qui survient au cours des injections de Koch; il attribue aussi à la présence d'anticorps la sensibilité spéciale aux tuberculines.

Sachs (38), étudiant le sort de sérums injectés à des animaux, constate aussi qu'ils traînent trois à quatre jours dans l'organisme presque sans diminuer en quantité, puis ils disparaissent en 24 heures.

Il se peut bien que l'on soit sur la bonne voie pour l'interprétation de ce phénomène resté très obscur jusqu'ici.

Annexe. — *Toxines et lysines simples.*

Jacoby (94) étudie la crotine ou extrait des graines de croton, et il montre que ce poison produit une hémolyse, qui ne semble pas l'effet d'un amboceptor et d'un complément, mais d'un agent unique, comme cela semble être le cas pour les lysines ou toxines extraites des microbes (diphtérie, tétanos, staphylocoques). Le poison chauffé à 60° a perdu son effet, et il est impossible de le réactiver par des sérums d'animaux.

Volk et Lippschütz (40) ont surtout étudié la bactériohémolysine.

1° Le bicarbonate de soude à 1/10 produit l'hémolyse. Une solution de sang additionnée de plus ou moins de chlorure de sodium se trouble. Le même résultat s'obtient avec le sulfate de soude, le sulfate de magnésie, le sulfate d'ammoniaque et le chlorure de baryum. Les hématies lient la bactériolysine et notamment la staphylolysine et la vibriolysine.

2° Les auteurs démontrent la multiplicité des lysines. En effet, une lysine passe le filtre, l'autre ne passe pas. Ensuite, ils tâchent de produire de l'antilysine.

3° A côté de la vibriolysine, les expérimentateurs ont trouvé une lysinoïde comparable à la toxoïde de la diphtérie pour ses rapports avec la lysine. Ils sont parvenus à immuniser des animaux contre cette lysinoïde. Des expériences semblables avec la staphylolysine ont donné un résultat négatif.

D'autres microorganismes produisent aussi l'hémolysine. CALAMIDA (41) a trouvé, à l'instar de la tétanolysine, un produit hémolytique du bacille du choléra des poules. Ce poison avait le plus d'action sur les hématies de lapin quand on emploie les cultures âgées de 12 jours.

Dans le protoplasme de streptocoques surgit, d'après SCHLESINGER (42) une lysine qui s'épanche dans le bouillon de culture. Cette lysine, qui est une vraie toxine, est facile à détruire.

MEINICKE (43) a examiné au point de vue hémolytique 65 souches de vibrions du choléra et 23 souches de vibrions semblables à celui du choléra. Il est d'avis que la méthode de culture sur plaques d'agar au sang n'est pas à employer et que la zone claire qui entoure les colonies ne démontre pas la présence d'hémolysine; somme toute, le vrai vibrion du choléra ne produit pas d'hémolysine.

KRAUSS (44) confirme l'avis de l'auteur précédent. Trois cultures de vibrions du choléra dans le bouillon ne produisirent pas d'hémolysine ni après 1 jour ni après 3 à 6 jours. D'autres vibrions cependant ont une action hémolytique. La zone claire qu'on observe chez ces derniers autour des colonies dans les cultures sur plaque d'agar au sang n'apparaît pas chez le vibrion du choléra. Ce pouvoir hémolytique et la production de la zone claire sont très démonstratifs.

BIBLIOGRAPHIE.

Nous avons tâché de réunir tous les travaux parus sur les différents chapitres de l'immunité depuis juillet 1903 à juillet 1904. Cette série ferait ainsi suite à la littérature publiée par Leblanc en 1901 [1], et par Ide en 1902 [2] et en 1903 juillet [3].

Nous sommes presque sûr que certains mémoires nous auront échappé. Comme les sources sont si nombreuses, la besogne est d'autant plus difficile, tant pour nous que pour les autres travailleurs.

Dans le nombre d'auteurs cités, il y en a qui ont publié antérieurement à juillet 1903; nous les avons repris vu leur intérêt particulier.

1. *Herman* : Bulletin de l'Académie royale de Belgique, XVIII, nº 2.
2. *Figari* : Berliner klinische Wochenschrift, 1904, nº 7.
3. *Figari* : Gazetta degli Ospedali, 1903, nº 77.
4. *Donath et Landsteiner* : Zeitschr. für Hyg. und Infectionskrankheiten, Bd XLIII, Heft 3.
5. *Levaditi* : Annales de l'Institut Pasteur, mars 1903, août 1904.
6. *Falloise* : Bulletin de l'Académie royale de Belgique (Sciences), 1903, p. 521.
7. *Remy* : Mém. cour. de l'Acad. royale de Belgique, Fasc. III-IV, Tome XVIII.
8. *Remy* : Annales de l'Institut Pasteur, mai 1903.
9. *Simnitsky* : Münchener medic. Wochenschrift, 1903, nº 50.

(1) Leblanc : *Contribution à l'étude de l'immunité acquise;* La Cellule, t. XVIII, 2d fasc., 1901.

(2) Ide : *Hémolyse et antihémolyse;* La Cellule, t. XX, 2d fasc., 1903.

(3) Ide : *Contribution à l'étude de l'immunité acquise. Hémolyse et antihémolyse;* Bulletin de l'Académie royale de médecine de Belgique, 28 novembre 1903.

10. *Bellei* : Ibid., 1904, n° 2.
11. *Swert* : Centralbl. für Bakteriol. und Parasit., 1903, Bd 33.
12. *Lambotte* : Ibid.
13. *Hewlet* : Arch f. experim. Patholog. und Pharmacodynamie, Bd 49, Seite 303.
14. *Kraus et Levaditi* : Compte-rendu de l'Acad. des Sc., 5 avril 1904.
15. *Pirenne* : Centralbl. f. Bakt., 1e Abth., Orig., 1904, XXXVI, nos 2, 3 et 5.
16. *Shaw* : Lancet, 3 oct. 1903
17. *Cohn* : Zeitsch. f. Hyg. und Infectionskrankh., Bd 45, H. 1.
18. *Kasten* : Deutsche medic. Wochenschrift, n° 36, 1903.
19. *Boldyreff* : Russky Wratsch, n° 39, 1903.
20. *Todd* : British medic. Journal, 5 déc. 1903.
21. *Mertens* : Deutsche medic. Wochenschrift, n° 6, 1904.
22. *Engel* : Ibid, n° 48, 1903.
23. *De Moor et Van Lint* : Mém. cour. de l'Acad. royale de médecine de Belgique, T. 18, Fasc. III-IV, 1903.
24. *Skrobansky* : Münchener medic Wochenschrift, n° 44, 1903.
25. *Theohari et Babes* : Romania medicale, 15 octobre 1903.
26. *Weichardt* : Münchener medic. Wochenschrift, n° 1, 1904.
27. *Jacobsohn* : Ibid., n° 50, 1903.
28. *Schütze* : Deutsche medic. Wochenschrift, n° 10, 1904.
29. *Schütze* : Zeitschrift für Hygiene und Infectionskr, Bd 44, H. 3.
30. *Wassermann* : Deutsche medic. Wochenschrift, n° 12, 1904.
31. *Hauser* : Ibid., n° 16, 1904.
32. *Hauser* : Münchener med. Wochenschrift, n° 7, 1904.
33. *Marx et Ehrenroth* : Ibid., n° 7, 1904.
34. *Meyer* : Ibid., n° 15, 1904.
35. *Müller* : Wiener klinische Wochenschrift, n° 11, 1904.
36. *Nuttall* : Blood immunity. London. 1904.
37. *Nuttall* : Journal of Hygiene, IV, 2 avril 1904.
38. *Sachs* : Arch. für Anat. und Phys., Abth. f Phys., 1903, p. 502.
39. *Sachs* : Münchener med. Wochenschr., n° 7, 1904.
40. *Volk et Lippschütz* : Wiener klin. Wochenschrift, n° 50, 1903.
41. *Calamida* : Centralbl. für Bakteriologie, Bd 35, n° 5.
42. *Schlesinger* : Zeitsch. für Hygiene und Infectionskr., Bd 44, H. 3.
43. *Meinicke* : Deutsche med. Wochenschr., n° 23, 1904.
44. *Kraus* : Wiener klin. Wochenschrift, n° 50, 1903.
45. *Hullmann* : Berliner klin. Wochenschrift, n° 8, 1904.
46. *Wolze* : Centralbl. für innere Medicin, n. 27, 1903.
47. *Senator* : Berliner klin. Wochenschrift, n° 8, 1904.
48. *Kreidl et Mandl* : Wiener klin. Wochenschrift, n° 22, 1904.

49. *Czeczowiczka* : Zeitschr für Heilkunde, XXIV, H. 7.
50. *Kraus et Lippschütz* : Wiener klin. Wochenschrift, n° 34, 1903.
51. *Hewlett* : Arch. für exper. Pathol. und Pharmac., Bd 49, S. 303
52. *Muir* : Lancet, August 1903.
53. *Löwit et Schwarz* : Zeitsch. für Heilkunde, Bd XXIV, H. 11.
54. *Weil* : Prager medic. Wochenschrift, n° 19, 1904
55. *Moser et Von Pirquet* : Centralbl. für Bakter., Bd 34, n° 7.
56. *Neufeld* : Zeitsch für Hygiene und Infectionskr., Bd 44, H. 2.
57. *Jäger* : Ibid., Bd 44, H. 2.
58. *Lœb* : Virch. Arch., Bd 176, H. 1.
59. *De Waele et Sugg* : Arch. intern. de Pharmacod.
60. *Grüber et von Pirquet* : Münchener. medic. Wochenschrift, nos 28 et 29, 1903.
61. *Ehrlich* : Ibid., nos 33 et 34, 1903.
62. *Bordet* : Annales de l'Institut Pasteur, mars 1903.
63. *Von Dungern* : Deutsche medic. Wochenschr., nos 8 et 9, 1904.
64. *Morgenroth* : Berliner klin. Wochenschrift, n° 20, 1904.
65. *Wassermann et Brücke* : Deutsche medic. Wochenschrift, n° 21, 1904.
66. *Sachs* : Berliner klin. Wochenschrift, n° 16, 1904.
67. *Römer et Von Behring* : Ibid., n° 9, 1904.
68 *Kraus et Joachim* : Wiener klin. Wochenschrift, n° 50, 1903.
69. *Zanger* : Centralbl. für Bakteriologie, Bd 34, n° 5, 1903.
70 *Swellengrebel* : Ibid, Bd 35, n° 1, 1903.
71. *Löwenstein* : Wiener klin. Wochenschrift, n° 50, 1903.
72. *Grüber* : Ibid., n° 27, 1903.
73. *Morgenroth* : Ibid., nos 42 et 43, 1903.
74. *Grüber* : Ibid., n° 2, 1904.
75. *Svante Arrhenius* : Berliner klin. Wochenschrift, n° 9, 1904.
76. *Ehrlich* : Ibid., n° 9, 1904.
77. *Ide* : Bulletin de l'Académie royale de médecine de Belgique, novembre 1903.
78. *Sacconaghi* : Zeitschr. für klin. Medic., Bd 51, H. 3-4.
79. *Merkel* : Münchener medicin. Wochenschr., n° 8, 1904.
80. *Nagelschmidt* : Centralbl. für Bakteriologie, Bd 53, n° 5.
81. *Paltauf* : Deutsche medic. Wochenschrift, n° 50, 1903.
82. *Obermayer et Pick* : Wiener klin. Wochenschrift, n° 10, 1904.
83. *Von Pirquet et Schick* : Ibid., n° 45, 1903.
84. *Behring* : Naturforscherkongres in Kassel, Sept. 1903.
85. *Kraus et Lippschütz* : Zeitschrift für Hyg. und Infectionskr., Bd 46, H. 1.
86. *Kisskalt* : Ibid, Bd 45, H 1.
87. *Alter* : Berliner klin. Wochenschrift, n° 47, 1903.
88. *Landsteiner* : Wiener klin. Wochenschrift, n° 3, 1904.
89. *Muraschew* : Deutsche Arch für klin. Med., Bd 80, H. 1-2.

90. *Rodhain* : Beiträge zur chem Phys., III.
91. *Fuhrman* : Ibid., III, p. 417.
92. *Michaelis* : Ibid., IV, p. 59.
93. *Glaessner* : Ibid., IV, p. 79.
94. *Jacoby* : Ibid , IV, p. 212.
95. *Oppenheimer* : Ibid., IV, p. 259.
96. *Oppenheimer* : Ibid., IV, p. 263.
97. *Oppenheimer et Aron* : Ibid., IV, p. 279.
98. *Moll* : Ibid., IV, p. 578.
99. *Quinan* : Ibid., V, p. 95.

TABLE DES MATIÈRES.

Rapports entre les précipitines et les précipitables du sérum

PAR

A. NACHTERGAEL

CANDIDAT EN MÉDECINE.

TRAVAIL DU LABORATOIRE DE CHIMIE BIOLOGIQUE
DE L'INSTITUT CARNOY A LOUVAIN.

(Mémoire déposé le 31 décembre 1904.)

Rapports entre les précipitines et les précipitables du sérum

Nous donnons, dans trois chapitres successifs, les expériences que nous avons faites avec des précipitines. Chaque genre d'expériences apporte un rayon de lumière sur l'une ou l'autre question ayant rapport à l'action si complexe de l'union des anticorps avec leurs receptors.

Nous avons entrepris ce sujet depuis plus de trois ans. Notre maître, M. IDE, a déjà communiqué à l'Académie de Médecine de Belgique [1] certaines de nos expériences. Nous exposerons donc ici notre travail aussi simplement que possible.

CHAPITRE I.

Électivité moléculaire des antisérines et antipseudoglobulines.

Depuis que LEBLANC [2] a obtenu des anticorps nettement électifs pour les pseudoglobulines et les sérines aussi bien purifiées que possible, beaucoup d'observateurs français et allemands ont voulu refaire des précipitines du même genre : LINOSSIER et LEMOINE [3], ROSTOSKI [4], MICHAELIS [5], UMBER [6], FUHRMANN [7].

(1) IDE : Bull. de l'Acad. royale de Méd. de Belgique, 1903, 28 nov.

(2) LEBLANC : La Cellule, t. XVIII, fasc. 2.

(3) LINOSSIER et LEMOINE : C. R. de la Soc. de Biol., 1902, nº 11

(4) ROSTOSKI : Münch. med. Woch , 1902, nº 18.

(5) MICHAELIS : Centr. f. Bakt., 1902, t. 32, nº 6. — Deutsche med. Woch., 1902, nº 41. — Beitr. z. chem. Phys., 1903, mai, t. IV, nº 1 et 2.

(6) UMBER : Berl. klin. Woch., 1902, p. 657.

(7) FUHRMANN : Beitr. z. chem. Phys. u. Path., t. III, nºs 9 et 10.

Sauf Ascoli [1], qui constate des électivités bien marquées, tous les autres auteurs ont obtenu ou bien des électivités partielles, ou même des électivités contradictoires.

Nous n'allons pas contrôler ici chacun de ces résultats et nous ne nous croyons pas autorisé à émettre des critiques sur les méthodes employées par les observateurs étrangers, quoique dans bien des cas les fautes soient évidentes. Tout cela a été longuement discuté dans le travail de M. Ide à l'Académie. Depuis lors, un nouvel observateur, L. Moll [2], est venu se ranger, quoique sans expériences très spéciales à ce sujet, parmi les partisans de la non-spécificité.

Il serait bien inutile d'accumuler toujours des faits pour ou contre sans varier les expériences. Il faut apporter des observations d'un nouveau genre; c'est ce que nous avions déjà exécuté il y a deux ans. Les expériences du second chapitre impliqueront d'ailleurs une confirmation des conclusions du premier chapitre.

Nous préparons par la méthode de Hofmeister des pseudoglobulines et des sérines du sérum de cheval. Mais nous ne cherchons plus à les purifier d'une façon absolue, avant de les injecter à des lapins.

Nous partons de cette hypothèse : les sérines et les pseudoglobulines, telles qu'on les prépare dans les laboratoires par précipitation au sulfate d'ammonium, sont presque toujours impures, et cela à cause de la méthode même de séparation.

D'où résulte cette impureté?

Les *pseudoglobulines* retiennent dans l'eau-mère qui les imbibe 1/10 de sérine à chaque précipitation; après trois précipitations, par exemple, il reste encore 1/1000 de sérine. Pareille impureté se révèle très bien par les précipitines, comme nous nous en sommes assuré en présentant à un antisérum du sérum dilué au millième.

Les *sérines*, quoique moins impures, contiennent cependant de la pseudoglobuline. Nous en connaissons au moins deux sources : 1° la pseudoglobuline en petite quantité se précipite tardivement, alors que la sérine est déjà filtrée; 2° une certaine quantité de pseudoglobuline précipitée passe par le filtre et disparaît dans la grande masse de sérine. Le premier fait est

---

(1) Ascoli : Münch. med. Woch., n° 34.

(2) Moll : Beitr. z. chem. Phys. und Path.

d'autant plus marqué qu'on est plus près de la limite de précipitation de la pseudoglobuline; c'est bien connu. Le second fait peut se vérifier en jetant dans le filtrat à demi-saturation, tout à fait limpide, une grosse goutte de précipité de pseudoglobuline : le trouble amené par cette opération disparait très rapidement et la solution de sérine redevient limpide.

Quoi qu'il en soit, nous nous trouvons en présence d'un fait précis : c'est que de l'antisérine, mise en présence de pseudoglobuline, donne lieu à une précipitation plus ou moins forte.

On peut émettre, pour expliquer ce fait, plusieurs hypothèses :

1. Ou bien la sérine injectée contenait de la pseudoglobuline, et l'antisérine formée contenait de l'antipseudoglobuline;
2. Ou bien la pseudoglobuline contenait de la sérine;
3. Ou bien la précipitation peut avoir pour cause les deux premières hypothèses réunies;
4. Ou bien l'antisérine n'est pas spécifique : rien n'empêche en même temps d'admettre l'existence des impuretés I et II.

Première hypothèse. Nous usons de l'absorption élective sur les antisérines et les antipseudoglobulines que les lapins injectés nous livrent.

Supposons que l'antisérine contienne de l'antipseudoglobuline. Nous prenons 10 cm^3 d'antisérine, auxquels nous ajoutons 1 cm^3 de pseudoglobuline.

Un précipité se forme; on le centrifuge, on décante, et on obtient de l'antisérine que nous pouvons considérer comme débarrassée entièrement de son antipseudoglobuline.

Nous avons ajouté à cette antisérine une nouvelle quantité de pseudoglobuline et nous avons encore eu un nouveau précipité.

La purification de l'antisérine ne peut donc pas nous satisfaire, et nous devons soupçonner aussi la pseudoglobuline de renfermer de la sérine.

Deuxième hypothèse. La pseudoglobuline renfermait de la sérine.

Nous avons employé pour le démontrer une méthode directe : la pseudoglobuline dont nous nous sommes servi pour ces premières expériences avait été obtenue au moyen de 10 cm^3 de sérum de cheval trois fois précipité à la demi-saturation au Am_2SO_4, puis mis à la dialyse. Nous avons précipité encore une fois cette pseudoglobuline à demi-saturation au sulfate d'ammoniaque et l'avons filtrée; nous avons ensuite mis le filtrat à la dialyse. Ce filtrat a donné un précipité à la coction.

En présence de ce résultat, nous avons voulu voir si les impuretés des sérines et des pseudoglobulines étaient les seules causes du manque apparent d'électivité. C'est ce qu'ont démontré nos expériences suivantes, pour lesquelles nous nous sommes servi de l'absorption élective pour purifier tous nos réactifs.

Expériences.

Purification des albumines à injecter. La sérine devait filtrer très claire.

La pseudoglobuline était redissoute et lavée 4, 5 et même 6 fois : même alors la solution de lavage donnait parfois un trouble sous l'action de la chaleur ; il y a donc là une imperfection de la méthode qui échappe à notre pouvoir.

Injections. Nous fîmes toujours 3 ou 4 injections avant la saignée; tantôt nous injectâmes 50 cm^3 à la fois tous les 8 jours; ou bien 10 cm^3 trois fois en 15 jours; parfois même 5 cm^3 trois fois en 15 jours.

Antisérine.

Nous avons injecté de la sérine contenant de la pseudoglobuline ; nous aurons donc un sérum contenant de l'antisérine et de l'antipseudoglobuline.

Nous avons adopté la méthode suivante :

1° Débarrasser l'antisérine de son antipseudoglobuline par un excès de pseudoglobuline;

2° Enlever à de la pseudoglobuline sa sérine par de l'antisérine.

Si l'antisérine est réellement élective, l'*antisérine* (purifiée de son antipseudoglobuline) ne peut pas donner de précipité lorsqu'elle est mise en présence de la *pseudoglobuline* purifiée de sa sérine;

En second lieu, l'antisérine devra alors donner un précipité avec de la sérine, et d'autre part la pseudoglobuline devra donner un précipité avec de l'antipseudoglobuline.

C'est en effet ce que nous avons obtenu d'après le tableau suivant.

5 cm^3 d'antisérine (traces d'antipseudoglobuline) + 0,5 cm^3 de pseudoglobuline (traces de sérine) = précipité léger + solution d'antisérine pure avec un léger excès de pseudoglobuline (nous l'appelons solution α).

2 cm^3 de pseudoglobuline (traces de sérine) + 5 cm^3 d'antisérine (traces d'anti-

pseudoglobuline) = précipité fort + solution de pseudoglobuline pure avec un excès d'antisérine (nous l'appelons solution β).

Nous centrifugeons et nous décantons les deux solutions; les solutions α et β sont donc purifiées. Nous procédons alors aux mélanges suivants :

2 cm³ de la solution α + 2 cm³ de la solution β, c'est-à-dire 2 cm³ d'antisérine pure avec pseudoglobuline mis en présence de 2 cm³ de pseudoglobuline pure avec antisérine = 0, c'est-à-dire qu'il ne se forme aucun trouble.

Solution α (antisérine pure) + sérine = précipité fort.

Solution β (pseudoglobuline pure) + antipseudoglobuline = précipité fort.

Donc, l'antisérine pure ne précipite pas la pseudoglobuline pure, les épreuves de contrôle restant très catégoriques.

Nous avons voulu contrôler si l'antisérine non purifiée contenait de l'antipseudoglobuline, ce qu'on est en droit de prévoir, puisque les solutions injectées ne sont pas pures.

Dans ce but, nous avons ajouté à 1 cm³ d'antisérine primitive 0,5 cm³ de pseudoglobuline purifiée et nous avons obtenu un précipité très léger, mais indéniable.

Antipseudoglobuline.

Pour démontrer l'électivité de l'antipseudoglobuline, nous avons employé la même méthode que pour l'antisérine :

Débarrasser l'antipseudoglobuline de son antisérine par un excès de sérine ;

Débarrasser la sérine de sa pseudoglobuline par de l'antipseudoglobuline;

L'antipseudoglobuline ne peut pas donner de précipité avec cette sérine, tandis qu'elle doit donner un précipité abondant avec de la pseudoglobuline.

Nos résultats ont été aussi concluants que pour l'antisérine.

5 cm³ d'antipseudoglobuline (traces d'antisérine) + 1 cm³ de sérine (traces de pseudoglobuline) = précipité notable + solution d'antipseudoglobuline pure avec un excès de sérine (soit solution α').

1 cm³ de sérine (traces de pseudoglobuline) + 1 cm³ d'antipseudoglobuline (traces d'antisérine) = précipité léger + solution de sérine pure avec excès d'antipseudoglobuline (soit solution β').

Les deux solutions sont centrifugées et décantées.

$\alpha' + \beta'$ ou 1 cm^3 d'antipseudoglobuline pure + 1 cm^3 de sérine pure = o.

α' ou 1 cm^3 d'antipseudoglobuline + 0,5 cm^3 de pseudoglobuline = précipité fort.

β' ou 1 cm^3 de sérine pure + 0,5 cm^3 d'antisérine = précipité.

Donc, l'antipseudoglobuline pure ne précipite pas la sérine pure, les épreuves de contrôle donnant d'abondants précipités.

0,5 cm^3 de sérine primitive + 1 cm^3 d'antipseudoglobuline purifiée donne un précipité; donc, la sérine contient une petite quantité de pseudoglobuline.

Le contrôle de toutes ces expériences d'absorption élective a été fait avec des anticorps nouveaux obtenus d'autres lapins. Telles les expériences citées par notre maître, M. Ide, dans les Bulletins de l'Académie, p. 29, et dans lesquelles les proportions seules des mélanges différaient des proportions de l'expérience citée ici.

Nos expériences n'admettent pas d'autre conclusion que l'électivité moléculaire des précipitines, à moins que la méthode de l'absorption élective que nous avons employée n'amène une cause d'erreur inattendue. Rien jusqu'ici permet de le croire : toutefois, dans cette matière si complexe, il convient de faire toutes les réserves.

En tout cas, les précipitines sont au moins aussi électives que tous les autres Immunkörper; elles ne feront pas exception dans le tableau si complexe de l'immunité, où l'électivité paraît une des premières règles. On peut dire par comparaison que chimiquement l'homme diffère moins du cheval que l'antisérine de l'antipseudoglobuline : en effet, l'électivité spécifique est très imparfaite (voir Nuttall), et l'„Artreaction", ou l'électivité des précipitines pour l'espèce zoologique, est moins catégorique que l'électivité moléculaire.

Remarque. Nous ne pouvons passer sous silence un fait que nous avons constaté régulièrement dans chaque expérience d'absorption élective.

Supposons qu'il s'agisse simplement de purifier une antipseudoglobuline en lui présentant un peu de sérine destinée à absorber ses traces d'antisérine; ce mélange ne sera pas seulement devenu impropre à précipiter toute sérine, mais il aura perdu même à l'égard des pseudoglobulines une partie notable de son action précipitante. Nous avons évalué que cette puissance de précipitation perdait parfois jusque la moitié de son action primitive. Cela n'étonnera pas quiconque connaît la délicatesse des conditions nécessaires à la précipitation maxima des précipitines.

CHAPITRE II.

Multiplicité des sérines et des antisérines pour un même sérum.

Un fait est signalé clairement par LINOSSIER et LEMOINE (1). » Il est impossible de réaliser un mélange tel que les deux constituants du précipité albumineux disparaissent du liquide en se combinant «. Il est même facile de réaliser un mélange amphotère qui » renferme à la fois un excès de précipitine et un excès de substance précipitable, si bien qu'il peut être également troublé par une goutte de sérum précipitable et une goutte de sérum actif. Ce n'est que dans les tubes où le sérum actif est en très grand excès que toute la substance paraît précipitée «.

Ce phénomène a été constaté ultérieurement par EISENBERG et VOLK (2) et a été récemment l'objet de mensurations plus précises par MICHAELIS (3) quant à la quantité de précipitable qui empêche la précipitation. Les auteurs sont restés sans explication pour le phénomène, sauf qu'ils croient devoir nier une union moléculaire et chimique entre les précipitables et les précipitants.

La question a son importance, parce qu'elle est intimement liée à la question de l'union des toxines et des antitoxines, des » corps « et » anti-corps « en général, question tant débattue entre EHRLICH, BORDET, GRUBER, MADSEN, ARRHENIUS, etc.

Nous avons institué des expériences en nous guidant sur l'hypothèse que la sérine d'un sérum est en réalité un mélange de sérines diverses et que les antisérines obtenues par l'injection des sérines seraient aussi un mélange d'antisérines.

Naturellement, la même hypothèse s'applique aux pseudoglobulines et aux euglobulines.

Cette hypothèse est autorisée par beaucoup de faits, et ASCOLI (4) a déjà fait des antisérines partielles par l'injection de sérines fractionnées par la méthode de HOFMEISTER.

(1) LINOSSIER et LEMOINE : Comptes rendus de la Soc. de Biologie, 25 janvier 1902, nº 3
(2) EISENBERG und VOLK : Zeitschrift f. Hyg. und Inf., 1902, XL.
(3) MICHAELIS : Beiträge zur chem. Physiol. u. Path., 1904, Bd IV, p. 59.
(4) ASCOLI : Münch. med. Wochenschrift, 1902, nº 34.

Nous nous sommes donc proposé de faire des expériences sur les solutions amphotères, dans le but d'éclaircir ce qui s'y passe.

Nous nous sommes servi dans nos expériences exclusivement de sérine et d'antisérine, parce que la précipitation à la demi-saturation au Am_2SO_4 permet de séparer à n'importe quel moment les antisérines, qui se précipitent avec les pseudoglobulines (Leblanc), des sérines, qui restent en solution.

Nous provoquons dans le sang d'un lapin l'accumulation d'une forte dose d'antisérine de cheval. Pour cela, nous avons injecté 15 cm³ de sérine par semaine pendant 5 semaines. Neuf jours après la dernière injection, nous saignons le lapin.

Nous procédons alors au double dosage suivant de la force de l'immun-sérum : 1° doser la quantité d'antisérine nécessaire pour précipiter toute la sérine précipitable; 2° doser la quantité de sérine qui précipite le maximum d'antisérine possible. Pour cela, nous prenons une certaine quantité d'antisérine, à laquelle nous ajoutons une quantité moyenne de sérine. Nous centrifugeons le précipité et nous divisons ensuite le filtrat en deux parties égales. On ajoute à l'une de l'anticorps et à l'autre de la sérine, et il se forme de part et d'autre des précipités nouveaux qu'on centrifuge. A chaque filtrat, on continue d'ajouter de l'antisérine ou de la sérine tant qu'il se forme un précipité. Quand un excédant ne donne plus de précipité, on calcule les proportions d'antisérine et de sérine qui sont en présence. Dans notre expérience, c'était d'une part $\frac{3 \text{ sérine}}{11 \text{ antisérine}}$ et d'autre part $\frac{1 \text{ sérine}}{40 \text{ antisérine}}$.

Nous choisissons alors pour notre expérience une proportion intermédiaire de $\frac{1 \text{ sérine}}{10 \text{ antisérine}}$ pour avoir un bon mélange amphotère.

31 cm³ de sérum d'antisérine + 3 cm³ de sérine = un précipité déposé et ensuite centrifugé.

Nous mettons le filtrat à la demi-saturation pour séparer l'antisérine demeurée libre de la sérine également libre.

On lave le précipité d'antisérine par la solution demi-saturée de Am_2SO_4, et on le reprécipite, au moins une fois, pour le débarrasser de la majeure partie de la sérine.

On met ensuite à la dialyse les deux masses, les sérines d'une part, les antisérines d'autre part.

Nous aurons donc isolé :

l'antisérine, moins la partie qui s'est précipitée en combinaison avec la sérine; nous l'appellerons *antisérine excédante*;

et la sérine, moins la partie qui s'est précipitée en combinaison avec l'antisérine; nous l'appellerons *sérine excédante*.

Nous faisons alors les mélanges suivants, qui donnent les résultats mentionnés.

1 cm^3 d'antisérine fraîche + 1 cm^3 de sérine excédante = précipité 3/33. (1)
1 cm^3 d'antisérine excédante + 1 cm^3 de sérine fraîche = précipité 15/31.

Il est donc évident que nous avions d'un côté de l'antisérine libre, et de l'autre côté de la sérine libre et précipitable.

Nous faisons le mélange :

1 cm^3 d'antisérine excédante + 1 cm^3 de sérine excédante = 0.

On pouvait attribuer ces résultats à des conditions d'équilibre, le hasard pouvant avoir remis en présence les proportions primitives de sérine et d'antisérine. Nous avons fait les mélanges très inégaux suivants.

1 cm^3 d'antisérine excédante	+	4 cm^3 de sérine excédante	= 0.	Absolument limpides.
3 cm^3 d'antisérine excédante	+	1 1/2 cm^3 de sérine excédante	= 0.	
1 cm^3 d'antisérine excédante	+	1/10 cm^3 de sérine fraîche	= 15/22	précipité.
1 cm^3 d'antisérine fraîche	+	1 1/2 cm^3 de sérine excédante	= 3/15	précipité.

L'absence d'action des antisérines excédantes sur les sérines excédantes ne peut donc pas être l'effet d'un équilibre dû à une proportion déterminée des masses mélangées.

Comme contrôle, l'expérience a été reprise tout entière; c'est l'expérience citée dans le travail de M. Ide, p. 38 et 39. Le résultat en fut aussi net.

Voilà nos expériences. Le champ est ouvert aux hypothèses pour les interpréter. L'hypothèse suivante devient la plus simple et la plus probable.

Nous supposons l'existence de plusieurs sérines et aussi de plusieurs

(1) Ces fractions placées après le mot « précipité » dans cette expérience et dans les suivantes indiquent la hauteur relative du dépôt de précipité après 24 heures de tassement. Dans le tube d'essai qui servit à cette expérience-ci, il y avait donc une colonne liquide haute de 33 millimètres, et le dépôt avait une hauteur de 3 millimètres.

antisérines partielles pour un même sérum. En même temps, l'électivité moléculaire rigoureuse de chaque antisérine partielle doit être admise.

La sérine serait un mélange des sérines A, B et C. L'injection de ces sérines produit un mélange d'antisérines, mais dans des proportions non parallèles à celles des sérines.

Supposons, en effet, que nous ayons mis en présence dans notre milieu amphotère :

10 antisérine A.	3 sérine A.
4 antisérine B.	3 sérine B.
1 antisérine C.	3 sérine C.

Elles s'éliminent dans les proportions suivantes :

3 antisérine A	avec	3 sérine A.
3 antisérine B	avec	3 sérine B.
1 antisérine C	avec	1 sérine C.

Il reste en solution :

7 antisérine A.
1 antisérine B.
2 sérine C.

Après précipitation fractionnée à la demi-saturation au Am_2SO_4, nous aurons :

D'un côté	7 antisérine A, 2 antisérine B, 0 antisérine C,	et de l'autre	2 sérine C. 0 sérine A. 0 sérine B.

Nous avons beau les mettre en présence dans toutes les proportions possibles, nous ne pourrons jamais avoir de précipité.

Tandis que si nous ajoutons aux antisérines A et B de la sérine fraîche, c'est-à-dire un mélange des sérines A, B et C, nous avons un précipité de A et B. De même, si à la sérine C on ajoute de l'antisérine fraîche, nous obtenons un précipité grâce à l'antisérine C.

L'hypothèse si simple et si probable de la multiplicité des sérines dans un même sérum explique donc clairement les faits. Et nous avouons ne pas trouver d'autre hypothèse simple ou claire pour interpréter ces phénomènes.

CHAPITRE III.

La dissolution des précipités par l'excès de précipitable.

Tandis qu'un grand excès de précipitine ne rend son action que plus sensible, un excédant de précipitable redissout, empêche éventuellement tout précipité spécifique de se former. Ce fait connu et signalé par beaucoup d'observateurs a fait l'objet d'une étude plus précise de la part de MICHAELIS (1). Cet auteur a montré que cette action dissolvante du précipitable est spécifique. En effet, tandis qu'il faut de fortes quantités d'albumines étrangères pour empêcher l'action visible des précipitines, un excès bien moindre du sérum précipitable exerce déjà la même action.

Comment devons-nous interpréter ce phénomène? La combinaison entre précipitine et précipitable est-elle empêchée? Se forme-t-il une combinaison *m précipitable* + *1 précipitine*, qui est soluble par opposition aux combinaisons *1 précipitable* + *m précipitine* insolubles? Ou bien se forme-t-il des combinaisons insolubles, que seul l'excès de précipitable dissout par action physique de présence, comme toute solution albumineuse étrangère le fait?

Les trois hypothèses sont possibles. Pourtant la première, absence de combinaison, est improbable d'après ce qu'on sait des autres anticorps, antitoxines, hémolysines, agglutinines. La deuxième hypothèse trouverait beaucoup de partisans actuellement, les combinaisons entre anticorps et receptors pouvant se faire d'après des proportions très variables (BORDET). Voir la revue critique de LECONTE, qui précède ce mémoire.

Nous avons cru pouvoir élucider une partie du problème par des expériences sur nos antisérines.

Encore une fois, nous pouvons par la précipitation fractionnée d'HOFMEISTER séparer à tous moments les précipitables (ici les sérines) des antisérines et des combinaisons spécifiques des deux. En effet, d'après LEBLANC,

les antisérines se précipitent à la demi-saturation Am_2SO_4,
les précipités sérine-antisérine se précipitent à la demi-saturation,
les sérines restent toujours solubles à la demi-saturation.

(1) MICHAELIS : Beiträge d'HOFMEISTER, IV, p. 59.

Expériences.

Ayant obtenu un sérum de lapin riche en antisérines et une solution de sérine de cheval, nous constatons par un essai préalable que le précipité éventuel se redissout quand on les mêle à volumes égaux :

30 cm^3 d'antisérine de cheval + 30 cm^3 de sérine de cheval = 0.

On met le mélange à la demi-saturation au sulfate d'ammoniaque pendant 30 heures pour laisser le temps de bien précipiter toutes les globulines, les précipitines et les combinaisons spécifiques.

On filtre et on lave le précipité avec un litre d'Am_2SO_4 à la demi-saturation pour enlever toutes les sérines qui sont en excès.

On met le précipité à la dialyse et, en retirant le contenu du dialyseur après deux jours, on balaie soigneusement sa paroi.

On ajoute à cette solution le sel marin nécessaire pour rendre la solution à 7 °/₀₀ et, au lieu d'obtenir une solution complète, on obtient un dépôt qui a tous les caractères d'un précipité de sérine provoqué par l'antisérine [1].

En effet, ce dépôt additionné de traces de soude caustique se dissout et reparaît par neutralisation à l'acide acétique (voir Leblanc). Il ne saurait donc être question d'une euglobuline qui tarde de se dissoudre dans la solution physiologique.

Enfin, dernière vérification intéressante, cette solution, centrifugée et additionnée de sérine en petite quantité, ne donne plus aucun précipité, ce qui devrait arriver s'il y avait encore des antisérines libres.

Nous pouvons conclure de ces expériences que :

1° la combinaison du corps et de l'anticorps s'était formée malgré l'absence de précipité visible;

2° on peut faire apparaître le précipité de corps et d'anticorps empêché par un excès de corps précipitable en enlevant cet excès de précipitable;

3° toute l'antisérine disponible a été employée;

4° la combinaison ne s'est pas scindée par la précipitation au Am_2SO_4.

Nous avons voulu savoir si la quantité de précipité obtenue n'avait pas été diminuée par l'excès de sérine, en même temps qu'il importait de contrôler des expériences aussi significatives. Pour cela, nous avons recommencé cette expérience avec deux lapins, en menant les expériences parallèlement.

---

[1] Un précipité témoin d'un sérum de cheval à demi-saturation (soit pseudoglobulines et euglobulines) dialysé et mis en solution physiologique a donné une solution limpide.

Les deux lapins ont été injectés avec des quantités égales de sérines de cheval.

Nous cherchons dans quelle proportion se faisait la précipitation maxima pour le sérum de lapin A ; nous avons trouvé que c'était dans la proportion de 1/20 de corps pour 1 d'anticorps. La précipitation était empêchée, ou à peu près, avec 2 volumes de sérine pour 1 volume d'antisérine.

Cela étant, nous avons fait deux parts du sérum de chaque lapin.

Lapin A.	I.	15 cm^3 d'antisérine + 30 cm^3 de sérine.
	II.	15 cm^3 d'antisérine + 0,75 cm^3 de sérine.
Lapin B.	I.	15 cm^3 d'antisérine + 30 cm^3 de sérine.
	II.	15 cm^3 d'antisérine + 0,75 cm^3 de sérine.

Le tout est traité comme dans l'expérience précédente, c'est-à-dire mis à la demi-saturation, puis à la dialyse. On retire du dialyseur, on ramène les solutions I et II au même volume et en solution physiologique et on laisse déposer pendant 24 heures pour comparer la valeur des dépôts.

Lapin A.	I.	Donne un précipité de	3/40.	Couleur sombre, mal déposé, trouble.
	II.	»	9/41.	
Lapin B.	I.	»	15/39.	
	II.	»	5/39.	

Devant la différence énorme des résultats, nous dosons le sérum du lapin B, ce que nous avions négligé de faire, et nous constatons que le sérum B est beaucoup plus fort que le sérum A.

1 cm^3 de sérum antisérine	+ 1/20 cm^3	de sérine cheval	=	précipité de	5/14.	
»	+ 1/10	»	=	»	5/14.	
»	+ 1/2	»	=	»	8/17.	
»	+ 1	»	=	»	17/24.	Préc. mal tassé.
»	+ 2	»	=	»	3/42.	

La valeur des dépôts après tassement est souvent difficile à comparer, et nous n'avons plus qu'une maigre confiance dans la mesure quantitative de ces dépôts. La méthode de NUTTALL serait soumise aux mêmes caprices des dépôts.

Nous devons donc nous contenter de voir dans ces secondes expériences le contrôle qualitatif de la première expérience.

Avant de terminer, nous tenons à présenter à notre maître, M. le Professeur IDE, l'hommage de notre profonde gratitude pour le dévouement avec lequel il a bien voulu diriger nos travaux.

CONCLUSIONS DE NOS RECHERCHES.

L'absorption élective appliquée sur les antipseudoglobulines et les antisérines permet de rendre celles-ci chimiquement électives.

Les solutions amphotères de sérines et antisérines contiennent, il est vrai, des antisérines libres et des sérines libres, mais ces antisérines excédantes sont incapables de réagir sur les sérines excédantes : tout se passe donc comme si on agissait avec un mélange de plusieurs antisérines inégalement fortes sur un mélange de sérines et comme si chaque antisérine était rigoureusement élective. La multiplicité des sérines d'un même sérum devient très probable par ce fait même.

Quand l'excédant de précipitable dissout ou empêche un précipité spécifique, il s'agit d'une simple action redissolvante : en effet, l'enlèvement de l'excès de précipitable réalisé pour les antisérines rend l'insolubilité à la combinaison spécifique; il n'y a même aucune antisérine libre dans le mélange primitif.

LA

Formation des Chromosomes hétérotypiques
DANS LA SPOROGÉNÈSE VÉGÉTALE

IV. La Microsporogénèse de Drosera rotundifolia, Narthecium ossifragum et Helleborus fœtidus,

PAR

Jules BERGHS,

DOCTEUR EN SCIENCES, ASSISTANT DE BOTANIQUE.

INSTITUT CARNOY, LOUVAIN. — LABORATOIRE DU PROF. GRÉGOIRE.

(Mémoire déposé le 1 février 1905.)

La Formation des Chromosomes hétérotypiques

DANS LA SPOROGÉNÈSE VÉGÉTALE

Dans notre dernier mémoire sur la formation des chromosomes hétérotypiques, nous annoncions notre intention d'étendre nos recherches à d'autres plantes et de les faire porter spécialement sur des espèces à chromosomes courts. L'interprétation que nous avons défendue, — l'hypothèse *de la conjugaison longitudinale des chromosomes au stade synaptique aboutissant à un spirème, qui ensuite se dédouble en ses deux éléments constitutifs pour former ainsi les deux chromosomes-filles de la première cinèse*, — cette interprétation, disons-nous, avait bien été adoptée presque en même temps par ALLEN (04) [1]. Mais d'autre part, STRASBURGER (04), OVERTON (04) et ROSENBERG (04) avaient proposé, — précisément pour des objets à bâtonnets courts, — une interprétation toute différente. C'est dans le but de vérifier si l'hypothèse de l'accolement, telle que nous venons de la définir, ne s'applique pas aussi à ces plantes, que nous avons repris, dès l'été dernier, l'étude de *Galtonia*, de *Drosera*, de *Narthecium*, d'*Osmunda*, auxquels nous avons ajouté en hiver l'*Helleborus*. Toutes ces plantes ne se sont pas montrées également favorables pour l'étude que nous poursuivons, et nous n'avons retenu que le *Drosera*, le *Narthecium* et l'*Helleborus*. Nous sommes à même de confirmer, disons-le tout de suite, l'interprétation proposée déjà pour l'*Allium* et le *Convallaria*.

Au moment de mettre fin à nos recherches sur la réduction chromosomique, nous tenons à remercier vivement M. le Professeur GRÉGOIRE, — sous la direction de qui toutes nos études ont été conduites, — pour les conseils bienveillants qu'il n'a cessé de nous prodiguer.

[1] Une conjugaison semblable a été décrite par plusieurs observateurs zoologistes : SCHREINER (04), MARÉCHAL (04), TRETJAKOFF (05).

I. Observations personnelles.

A. Drosera rotundifolia.

La FIG. 1 montre le noyau tel qu'il est au début des phénomènes cinétiques, au moment de subir la contraction synaptique. L'élément chromosomique y affecte une structure filamenteuse ou quelque peu réticulée. Les filaments ont un parcours irrégulier et sinueux : la chromatine, inégalement répartie sur leur longueur, leur donne un aspect granuleux ou effilé semblable à celui que nous avons déjà noté dans l'*Allium* et le *Convallaria*. La coloration à l'hématoxyline ferrique ne permet pas d'y découvrir deux constituants morphologiques, un substratum purement lininien supportant de place en place des granulations chromatiques bien définies et autonomes. S'il y a lieu réellement de distinguer entre un substratum lininien et la chromatine, il faut reconnaître que celle-ci n'existe pas sous la forme de corpuscules indépendants, attachés au substratum, mais qu'elle imprègne celui-ci et s'y trouve inégalement distribuée.

Les noyaux représentés par les FIG. 3 et 4 sont un peu plus avancés : déjà dans les loges voisines, on observe la contraction synaptique, FIG. 5. Les filaments chromatiques montrent à ce moment *un arrangement par paires* tout à fait remarquable et qu'on n'observe nullement aux stades précédents. Ces » dualités « rayonnent surtout autour du nucléole, ou bien, arrivées à sa proximité, elles se recourbent et retournent vers la membrane nucléaire. Souvent, les deux filaments ainsi appairés sont plus ou moins parallèles, avec des alternatives de rapprochement et d'écartement; souvent aussi, ils apparaissent entrelacés, comme le montre la dualité *a* de la FIG. 2 (noyau coupé tangentiellement).

Ainsi que nous le disions plus haut, les loges voisines de celles où nous avons pris les FIG. 3 et 4 montrent déjà la contraction synaptique. La FIG. 5 représente un noyau à ce dernier stade. On remarque de suite que le grumeau synaptique n'est pas un amas de granules chromatiques, mais bien un enchevêtrement de filaments granuleux. La plupart de ces derniers sont, comme ceux des FIG. 1-4, minces et étirés; mais aussi on peut observer, sur les bords de la masse contractée, qu'ils ont conservé leur arrangement par paires, FIG. 5, en *a*. D'autres, au contraire, sont plus épais, par exemple

FIG. 5, en *b*, et plus réguliers. Souvent, on voit ceux-ci se décomposer en deux filaments minces parallèles ou divergents.

Le stade ultérieur est représenté dans la FIG. 6. Cette figure montre un noyau où tous les filaments sont épais : quelques-uns révèlent encore clairement leur nature double.

Enfin, le noyau passe à la disposition de la FIG. 7. Une contraction ramasse tous les segments chromatiques dans une zone du noyau. Épais et homogènes dans leur épaisseur, ils ne présentent aucune trace de composition ou de clivage; de plus, on ne reconnaît pas, entre ces filaments épais, un arrangement par paires. Cette disposition se série immédiatement après celle qui est représentée dans la FIG. 6. C'est d'un semblable noyau que se dégage le spirème typique représenté par la FIG. 8. Le grumeau se détend et les segments chromatiques se distribuent régulièrement dans la cavité nucléaire.

Telle est la sériation des stades observés dans le *Drosera*. Cette sériation, il importe de le remarquer, est sans aucune sorte de lacune, et il ne peut y avoir le moindre doute à son sujet. La signification nous en semble très claire. Ces figures s'expliquent par l'*accolement graduel de filaments minces deux à deux aboutissant à la formation de filaments épais, les tronçons spirématiques.*

Dans l'*Allium* et le *Convallaria,* c'est au stade de contraction synaptique que nous avons décrit l'accolement. Nous avons observé à ce stade des filaments minces appairés mélangés à des filaments plus épais du double; nous voyions de plus que certains de ces filaments épais sont nettement doubles sur certaines portions de leur longueur. Dans le *Drosera rotundifolia*, les phénomènes sont encore plus clairs et plaident plus nettement encore pour l'accolement des filaments minces deux à deux. Nous voyons, en effet, les filaments chromosomiques s'ordonner en paires *dès avant le synapsis;* nous les voyons se rapprocher de plus en plus durant le synapsis et enfin s'accoler en un filament épais. *Étant donné que ces différents aspects doivent certainement se placer avant le stade de spirème épais*, il est impossible de ne pas les considérer comme représentant l'accolement de filaments minces deux à deux.

Le spirème se transforme bientôt en strepsinema par suite de son « dédoublement longitudinal », FIG. 10. En ce moment, tous les filaments sont de nouveau disposés par paires tout comme au stade des FIG. 3 et 4. Néanmoins l'aspect est tout autre. Les moitiés constitutives de chacun des tronçons spirématiques sont plus nettement caractérisées, plus épaisses et plus

courtes; ces tronçons n'affectent plus de position définie par rapport au nucléole. Grâce à leur raccourcissement, on peut maintenant les suivre sur toute leur longueur, ce qui permet de les compter dès ce moment. Ce sont les chromosomes hétérotypiques, formés de deux chromosomes-filles, mais longs encore et ténus.

Les tronçons strepsinématiques, avons-nous dit, résultent du dédoublement longitudinal du spirème. Cela est très clair. Ce dédoublement débute dans la FIG. **8** par quelques fentes. Ces fentes se multiplient, FIG. **9**, et achèvent de décomposer tous les segments spirématiques en deux « moitiés longitudinales », FIG. **10**; et ainsi est atteint le stade strepsinema.

Ce n'est donc aucunement par le repliement des segments spirématiques, FIG. **8**, sur eux-mêmes que le strepsinema est produit, FIG. **10**, mais c'est bien par un dédoublement longitudinal. L'opinion de DIXON (95 et 01), récemment encore insinuée par son auteur dans un compte rendu signé par lui dans « Nature », 5 janvier 1905, ne se vérifie certes pas plus pour le *Drosera* que pour *Lilium*, *Allium* et *Convallaria*, et nous verrons qu'elle n'est pas non plus applicable à *Narthecium* et *Helleborus*. La sériation exacte et précise s'oppose entièrement à l'admission d'un repliement et d'un accolement *postspirématiques*.

Nous avons dit que, aussitôt le clivage achevé, on peut compter les chromosomes. Nous ne pensons pas toutefois que le spirème soit continu à aucun moment, et qu'à cet instant il viendrait de se segmenter transversalement. Nous croyons, en effet, que dans les cellules microsporocytaires, comme dans les somatiques, il n'existe pas de peloton continu; seulement ce n'est qu'au stade strepsinema qu'il est pour la première fois possible de distinguer nettement tous les chromosomes. En effet, l'épaississement, qui commence dès que l'accolement se fait, a déjà quelque peu raccourci les segments chromosomiques; ensuite, maintenant que les chromosomes sont dédoublés et qu'ils écartent leurs moitiés à des distances très variables, il est moins aisé de confondre les bouts de deux chromosomes voisins; ce qui n'est pas le cas pour les segments du spirème encore longs et également homogènes et entiers. On ne saurait alors nettement délimiter les chromosomes, bien qu'à toute profondeur du noyau on observe des bouts libres (¹).

Nous attachons ici au terme « dédoublement longitudinal » la signification spéciale qu'a définie GRÉGOIRE (04) et voulons uniquement signifier

(¹) Dans sa note récente, ROSENBERG se rallie aussi à l'opinion de GRÉGOIRE (03 et 04) niant l'existence d'un peloton continu.

par là l'apparition de deux filaments à la place d'un seul apparemment indivis suivant sa longueur, sans tenir par là ce dédoublement pour une réelle division longitudinale. En effet, le segment qui subit le clivage est dû à un accolement de deux filaments, et le dédoublement n'est que la réapparition de ceux-ci. Ils ne se sont jamais soudés : il n'y a eu qu'une application intime. -- Nous n'étudions pas la nature du spirème dans le *Drosera* et le *Narthecium*, celle-ci étant plus claire et mieux définie dans l'*Helleborus*. Nous nous contentons de rappeler que les filaments qui lui ont donné naissance en s'appairant portaient de la chromatine sur toute leur longueur.

La dernière transformation subie par les tronçons spirématiques pour devenir chromosomes définitifs consiste simplement dans leur épaississement et leur raccourcissement graduels, FIG. **11**, **12**, **13**, **14**. La fente de dédoublement subsiste toujours constituant à tout moment la séparation des chromosomes-filles. Il ne se fait aucun repliement semblable à celui que décrivent FARMER et MOORE (03), GREGORY (04) et WILLIAMS (04).

Les bâtonnets mûrs de *Drosera*, FIG. **13** et **14**, présentent les formes ordinaires : deux bâtonnets-filles juxtaposés et rapprochés ou se tenant par un bout et écartant les autres, ou se faisant vis-à-vis avec une légère séparation entre les deux, FIG. **13**. Ils sont trop courts pour qu'un entrelacement soit possible; tout au plus chevauchent-ils parfois un peu l'un sur l'autre.

Telle est la sériation et l'enchaînement des aspects. Nous n'y trouvons qu'une seule explication. C'est celle qu'a relevée GRÉGOIRE (04) et que nous résumons ici. Les filaments chromosomiques qui s'associent deux à deux pour se séparer ensuite au stade strepsinema représentent des *chromosomes somatiques*. Le synapsis comporte donc une conjugaison de chromosomes somatiques deux à deux. C'est la métaphase hétérotypique qui va séparer ces chromosomes vers deux pôles différents. La vraie réduction ne s'opère donc qu'alors. La réduction prophasique n'est qu'apparente. Elle ne fait qu'établir entre les chromosomes des relations telles que le mécanisme cinétique pourra distribuer n/2 chromosomes à chaque pôle.

Nous n'insistons plus dans ce travail sur les arguments indirects qui appuient cette explication : ils sont exposés dans nos précédents mémoires.

B. Narthecium ossifragum.

Cet objet ne se prête que difficilement à une étude approfondie des phénomènes de maturation : les noyaux y sont très petits. Néanmoins, on

peut y observer les principaux stades et y trouver une confirmation de la sériation que nous avons établie pour *Allium*, *Convallaria* et *Drosera*.

La FIG. **15** montre le noyau au début des phénomènes cinétiques. Les filaments chromatiques y semblent fort anastomosés et disposés en une structure réticulée; cependant des lignes maîtresses se dessinent. Les segments chromatiques apparaissent granuleux : cet aspect est dû à leur étirement et à l'inégalité de leur condensation.

Il ne nous a pas été donné de trouver le stade de filaments appairés *présynaptiques;* des noyaux du type de la FIG. **15**, on passe graduellement, dans une même loge, à ceux du type représenté par la FIG. **16**; la contraction synaptique envahit progressivement les filaments chromatiques et les entasse dans un coin de la cavité nucléaire.

Comme le montre clairement la FIG. **16**, la structure de l'élément chromatique, même durant le synapsis, est purement filamenteuse : jamais la nucléine ne se défait en un amas de granules.

De plus, dans le *Narthecium*, on observe à ce stade le mélange de filaments minces et épais, l'existence d'appairements chez ces filaments minces, aboutissant déjà en maint endroit à la constitution de filaments épais, FIG. **16**. Ici aussi se produit un accolement de deux segments chromosomiques amenant la constitution du peloton. Nous observons, en effet, des noyaux en synapsis où le filament a été épaissi de cette façon, FIG. **18**; parfois ces noyaux montrent encore un indice de l'accolement qui a été fait, une fente restant encore béante, par exemple FIG. **17** en *x*.

Suivent maintenant : le déroulement des segments contractés et la formation du spirème, FIG. **19**; le dédoublement du spirème produisant le strepsinema, FIG. **20**; la maturation des segments strepsinématiques devenant les chromosomes hétérotypiques doubles, FIG. **20**, **21** et **22**. Les stades que représentent les FIG. **20**, **21** et **22** montrent suffisamment que dans le *Narthecium* les phénomènes s'enchaînent comme dans le *Drosera*, et qu'il ne s'y fait aucun repliement, ni avant le strepsinema ni après.

Les bâtonnets mûrs, FIG. **23**, sont très petits et difficiles à analyser.

C. Helleborus fœtidus.

Le microsporocyte au sortir du repos est représenté par la FIG. **24**. Le noyau est pourvu d'un élément chromatique très abondant. Celui-ci affecte la forme de filaments irrégulièrement renflés, noueux ou variqueux. Des

anastomoses latérales assez nombreuses les relient entre eux. De plus, il arrive parfois que plusieurs se rencontrent : il en résulte des amas assez irréguliers, des empâtements dont ils s'écartent de nouveau en un parcours capricieux. Dans cette structure, nous reconnaissons l'aboutissement d'une vacuolisation active subie par les chromosomes depuis la télophase précédente et arrivant jusqu'à leur donner une structure filamenteuse.

Les renflements irréguliers qui donnent aux filaments l'aspect granuleux qui les caractérise ne sont pas du tout des granulations autonomes. Les filaments, en effet, sont chromatiques sur toute leur longueur. — Nous ne disons pas qu'ils sont *uniquement* chromatiques, mais qu'ils contiennent de la chromatine sur toute leur longueur. — Ces granulations apparentes ne sont que des nodosités, des varicosités résultant de la façon même dont se forment les filaments chromosomiques. Elles sont dues au retrait des lamelles vacuolaires et des anastomoses latérales.

Pour le comprendre, il faut remonter à l'origine de la structure nucléaire quiescente. Nous le ferons dans notre dernière partie.

Dans les FIG. **25** et **26**, cet ensemble de filaments chromatiques est sur le point de subir la contraction synaptique. Quand la contraction a été des plus violentes, le grumeau synaptique présente souvent l'aspect d'un amas considérable de nodosités chromatiques paraissant libres, FIG. **25**. Toutefois, ceci n'est qu'une apparence, comme le montrent les FIG. **27**, **28** et **29**. Les noyaux que ces figures représentent sont empruntés à la même loge pollinique et au même niveau de la coupe que celui rendu par la FIG. **25**. On voit le noyau contenant des filaments. Mais ceux-ci étant très noueux et très variés, il en résulte à première vue un aspect granuleux.

A l'entrée du synapsis, le noyau microsporocytaire de l'*Helleborus* présente également les dispositions si typiques de l'accolement. On voit très clairement des filaments appairés. Dans les noyaux, FIG. **27** et **28** par exemple, bien que la contraction synaptique soit déjà venue brouiller les aspects, on reconnaît manifestement un appairement. Le fond de noyau rendu par la FIG. **29** le montre également. Ces appairements vont aboutir à un accolement, comme il ressort des FIG. **26** et **30**. Les quelques filaments qui s'échappent de la masse contractée le montrent clairement encore : des dualités s'y observent présentant divers degrés d'écartement entre les deux branches et en même temps on trouve des segments épais résultant de l'union des filaments minces.

Ici aussi, il se produit donc une conjugaison de filaments au synapsis.

Il en provient un noyau contracté où le filament chromatique est uniformément épais, FIG. **31**. Le peloton s'en dégage, FIG. **32** et **33**.

Produit par le » couplement « de deux filaments nucléiniens, le spirème possède une constitution en harmonie avec son origine. Les filaments qui lui ont donné naissance étaient étirés et variqueux. En s'appliquant, leurs nodosités arrivent souvent à se superposer et le spirème est par le fait même » perlschnurartig », c'est-à-dire, plus exactement, inégalement épais. La coloration différencie assez nettement les parties épaisses de celles qui le sont moins. Cependant on n'est pas en présence d'une succession de disques enchassés séparément dans un ruban de linine : sur tous les points de l'étendue du spirème, la chromatine se trouve répartie comme elle l'était sur les filaments minces générateurs.

Le spirème se dédouble longitudinalement. Ce clivage s'annonce déjà assez tôt dans le noyau engagé encore dans la contraction synaptique, FIG. **32**, par une zone claire dessinant l'axe longitudinal des segments chromatiques. C'est la fente d'accolement qui reparaît. Elle s'accentue rapidement et bientôt le strepsinema est atteint, FIG. **34**.

Nous arrêtons nos observations ici et ne donnons pas la série des formes d'épaississement que prennent les tronçons strepsinématiques devenant chromosomes I mûrs. MOTTIER (03 et 04) la reconstitue complétement telle que nous la montrent nos préparations. L'auteur américain, corrigeant son opinion de 97 et de 98, ne signale aucun recourbement de tronçons chromatiques, ni une conjugaison subséquente des branches recourbées.

II. Critique.

De la description qui précède, il résulte que, dans le *Drosera*, le *Narthecium* et l'*Helleborus*, la formation des chromosomes hétérotypiques s'accomplit d'après le schéma que nous avons établi précédemment pour le *Lilium*, l'*Allium* et le *Convallaria*.

Des filaments minces se dégagent du noyau sporocytaire quiescent, s'accolent longitudinalement deux à deux et donnent naissance au spirème. Cet accolement n'est que temporaire. Bientôt les deux filaments se séparent à nouveau et chaque tronçon spirématique se dédouble en les deux filaments entrelacés du strepsinema. Ces deux filaments entrelacés sont les chomosomes-filles I. En effet, ils n'ont plus à subir qu'un simple raccourcissement.

Dans le *Lilium*, l'*Allium* et le *Convallaria*, de même que dans le *Narthecium* et l'*Helleborus*, l'accolement se passe au début de la contraction synaptique. Par suite de cette coïncidence, l'observation de ce phénomène, si important dans le processus de maturation est très délicate, et les figures à première vue ne paraissent guère démonstratives. Toutefois, la réalité du phénomène d'accolement ne laisse place à aucun doute. En effet, ce qui frappe immédiatement et vivement l'observateur, c'est la différence d'épaisseur entre le filament qui entre en synapsis et celui qui s'en dégage; ce dernier est pour le moins deux fois plus épais. Cherchant alors les stades d'épaississement intermédiaires, on n'en trouve point; l'épaississement est brusque. Il ne peut donc s'agir d'un dépôt sur les filaments présynaptiques de nucléine venue d'ailleurs. Une application suivant la longueur de deux ou de plusieurs filaments peut seule l'expliquer. De fait, le mélange de filaments minces et épais dans un même noyau, les dualités souvent constatées entre ces filaments minces, dualités indiquées simplement ou aboutissant déjà à une union et ainsi à la formation des filaments épais, nous ont permis de conclure à l'existence d'un accolement longitudinal des filaments géminés. La masse synaptique étant compacte et ne se prêtant nullement à l'analyse, ce sont uniquement les filaments moins tassés sur les bords du grumeau ou ceux qui ont échappé à la contraction et surtout ceux qu'on observe plus nettement dans une coupe tangentielle, qui ont révélé ces dispositions servant de base à notre interprétation.

Le *Drosera* complète favorablement ces figures pour ainsi dire fragmentaires empruntées aux autres plantes. En effet, même avant que la contraction synaptique soit venue confondre en un magma inextricable tout l'appareil nucléinien, l'appairement de filaments y est manifeste et aussi régulier qu'on peut le souhaiter; ensuite, durant la contraction synaptique, on le voit aboutir graduellement à l'accolement.

La sériation que nous venons d'exposer pour le *Drosera rotundifolia* ne se superpose nullement à celle que Rosenberg (04) propose pour la même plante. D'après cet auteur, aux dépens de l'appareil nucléinien, — un ensemble de filaments quelque peu réticulés, — qui après la contraction synaptique se déroule dans la cavité nucléaire, s'élaborent 20 masses de nucléine, correspondant chacune à un chromosome somatique. Ces blocs se réunissent deux par deux formant ainsi un nombre réduit de chromosomes hétérotypiques doubles. L'auteur n'aurait observé ni spirème véritable ni clivage longitudinal. Il applique cette interprétation uniquement aux plantes

à chromosomes courts; pour celles à chromosomes longs, il reconnaît la probabilité d'une hypothèse analogue à celle de von Winiwarter, celle-là même que nous défendons.

Les observations que nous venons de rappeler montrent qu'il n'y a pas lieu de distinguer deux procédés différents de réduction; les phénomènes sont identiques dans les plantes à chromosomes longs et dans celles à bâtonnets courts. Nos observations montrent aussi que celles de Rosenberg étaient incomplètes (¹).

La théorie de la réduction qu'a proposée Strasburger (04) d'après sa dernière étude de la microsporogénèse et qui a été admise par J. B. Overton (04) pour la macrosporogénèse, ne peut non plus s'appliquer aux plantes que nous venons d'étudier. Nous empruntons l'exposé de cette opinion au travail de Overton (*Thalictrum purpurascens*, macrosporogénèse) :

„ La chromatine s'amasse en groupes autour de certains centres, qui „ pendant le synapsis se présentent très clairement, et abandonne les „ filaments lininiens qui se colorent faiblement. Strasburger nomme ces „ centres „gamocentres“ et le produit de la soudure des granules chroma- „ tiques ou „gamosomes“, des „zygosomes“. Le nombre de zygosomes est „ 12, qui est aussi le nombre réduit de chromosomes. Ce synapsis est, „ sans doute aucun, le stade préparatoire de la division hétérotypique, et „ Strasburger admet qu'il est le fait le plus important du processus de „ cette division. Du synapsis sort le peloton, qui se segmente plus tard „ en 12 chromosomes..... L'essence de la division hétérotypique réside „ dans la division transversale de chromosomes bivalents, qui seront par- „ tagés entre les cellules-filles comme chromosomes univalents. Une divi- „ sion longitudinale précède la division transversale des chromosomes „ bivalents, mais les produits de ce clivage restent unis pendant la division „ hétérotypique, et ne se séparent que lors de la IIᵉ division, pour arriver „ aux noyaux petites-filles. „

Dans aucun de nos objets, nous n'avons trouvé de traces des zygocentres au stade de contraction synaptique. Jamais la nucléine ne quitte son substratum et ne se met en granules : toujours le grumeau synaptique

(¹) Au moment où nous mettons la dernière main à ce travail, nous recevons un tiré à part que son auteur, M. le Professeur Rosenberg, a eu la gracieuseté de nous envoyer. Il y reprend l'étude des divisions de maturation végétales. Ses recherches confirment pleinement les nôtres. Dans *Listera ovata*, *Tanacetum vulgare*, *Arum maculatum* et dans le *Drosera longifolia*, l'accolement longitudinal synaptique a été observé, ainsi que le dédoublement longitudinal et l'« achèvement » des chromosomes par épaississement et raccourcissement.

se révèle comme une pelote de filaments enchevêtrés. De plus, la division longitudinale ne fait pas régression dans ces objets, et la fente persiste jusque dans les chromosomes définitifs où elle sépare les deux bâtonnets-filles. L'accolement nécessaire à la réduction de nombre se produit au synapsis et se passe entre deux filaments chromosomiques minces.

Comme nous l'avons rappelé au début de ce travail, l'hypothèse de l'accolement a été presque simultanément avancée par Schreiner dans son étude sur la spermatogénèse des vertébrés, par Allen pour la microsporogénèse de *Lilium canadense*. Il y a peu de temps, Maréchal a décrit l'accolement comme un stade de l'ovogénèse des Sélaciens, et Tretjakoff le signale dans les spermatocytes d'*Ascaris megalocephala*.

La description d'Allen présente avec la nôtre des points de comparaison intéressants. Cet auteur décrit notamment un appairement de filaments se dessinant déjà avant le synapsis et réalisant l'accolement pendant ce stade, processus analogue à celui que nous venons de décrire pour le *Drosera*. Mais pour Allen, l'accolement est une soudure réelle de deux filaments par toutes leurs parties, granulation chromatique à granulation chromatique, filament de linine à filament de linine. Le peloton ainsi formé est un filament continu portant des disques chromatiques enchassés à courts intervalles dans un ruban de linine. Aussi le clivage du spirème est-il réel, débutant par la bipartition des disques et s'achevant par le fendillement du substratum. Cette unité du spirème serait en rapport avec l'hérédité : chaque groupe de filaments géminés représente, en effet, un chromosome paternel et un chromosome maternel et leur soudure aurait pour effet de mélanger les propriétés dont les granules chromatiques sont les porteurs.

De cette description, il faut rapprocher celle de Mottier (04). Mottier attribue au peloton une structure analogue et admet la réalité du clivage, moins toutefois la signification spéciale qu'Allen leur accorde. Mottier, en effet, n'a pas vu l'accolement et considère le synapsis comme un stade artificiel et sans portée; le peloton se dégage tout simplement du réseau nucléaire par concentration graduelle de celui-ci.

Nous croyons que telle n'est pas la nature du spirème ni celle de son clivage, et cela résulte, ainsi que nous allons l'exposer, de la constitution même du réseau nucléaire quiescent qui lui donne naissance.

Dans cette discussion, nous nous appuierons spécialement sur nos observations concernant l'*Helleborus*, le spirème y étant plus épais que dans le *Drosera* et le *Narthecium*, et nous ferons appel à deux figures que nous

avons insérées dans nos précédents mémoires sans les commenter (I. *Lilium*, fig. 1^A, — II. *Allium fistulosum*, fig. 19).

Dans leur travail fondamental sur la reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cellules somatiques, Grégoire et Wygaerts ont démontré que la reconstitution du réseau nucléaire à la télophase ne comporte pas la réapparition de corpuscules chromatiques autonomes. Les « granulations » chromatiques des réseaux chromosomiques ne sont que les parties renflées d'une trame générale uniforme. D'après ces auteurs, dans l'appareil nucléaire il y a peut-être à distinguer un substratum achromatique et une substance chromatique. Mais, si cette distinction existe, il faut admettre que la substance chromatique imprègne le substratum achromatique et qu'elle n'existe pas sous la forme de corpuscules autonomes qni seraient fixés sur le substratum. La preuve que ces auteurs apportent pour leur théorie est tout le processus de reconstitution du noyau au moyen de chromosomes tassés autour du pôle de division, et celui de la formation des chromosomes prophasiques au moyen du réseau nucléaire. Les chromosomes télophasiques, sans former de spirème continu, s'alvéolisent graduellement, devenant ainsi autant de réseaux élémentaires qui, en se juxtaposant, donnent le réseau total. Celui-ci, d'après le degré de vacuolisation, prend une structure alvéolaire ou réticulée.

Telle aussi est l'origine du système nucléinien qui appartient au jeune noyau microsporocytaire : il dérive des bâtonnets sporogoniaux en nombre *n*, tassés autour du pôle de la dernière division de multiplication. — Nous avons observé la vacuolisation pour l'*Allium fistulosum* (II, fig. 1 et 2). — La vacuolisation a été très active et elle a duré longtemps ; aussi les bâtonnets si homogènes et si trapus à leur origine ont été décomposés en un ensemble de filaments renflés et sinueux, reliés de ci de là par des anastomoses latérales, derniers vestiges des vacuoles, FIG. **1**, **15**, **24**. Ces filaments possèdent la même nature chimique et la même constitution morphologique que les chromosomes dont ils proviennent, c'est-à-dire qu'ils sont formés d'un substratum imprégné de nucléine. L'accolement se fait entre deux filaments de cette nature ; et le spirème, produit de cette façon, n'est donc aucunement une suite de disques s'échelonnant dans la gaine de linine. Il est chromatique en tous ses points.

Allen (04) attribue une origine différente aux filaments chromosomiques. Le noyau quiescent montre des blocs chromatiques reliés par des tractus lininiens; graduellement, la chromatine quitte les blocs et se dispose

en granules sur la charpente lininienne; les blocs s'épuisent lentement et le nombre de granules s'accroît. Après l'achèvement de ce processus, les filaments s'unissent deux à deux pour constituer un peloton. A cet effet, ils se soudent l'un à l'autre, granule à granule, linine à linine, et le spirème qui en résulte présente donc un aspect moniliforme.

Dans les cellules que nous avons étudiées, nous n'avons observé à aucun stade de leur développement l'existence des blocs chromatiques décrits par Allen. Parfois dans les cellules-mères très grandes, comme dans le lis et l'*Helleborus*, aux environs de la contraction synaptique, par exemple fig. **24**, on observe des apparences de blocs. Mais cela n'a rien de commun avec ce que décrit Allen. En effet, les filaments sont déjà nettement caractérisés à ce stade, et les blocs résultent de la rencontre de plusieurs d'entre eux en un même point. D'ailleurs en maniant la vis micrométrique, on décompose souvent ces amas en leurs constituants.

Mottier (04) attribue à l'élément nucléaire du tout jeune microsporocyte la structure typique suivante : un réseau de linine, portant en ses points nodaux des corpuscules chromatiques. Par la rupture des anastomoses ce réseau se transforme en un filament. Celui-ci, mince et entièrement sinueux au début, se contracte ensuite en s'épaississant; les granulations se soudent en corpuscules plus gros, „les disques chromatiques“, et ainsi est produit le spirème moniliforme.

Cette description du réseau nucléaire, comme on le voit, n'est pas du tout en rapport avec le mode d'origine de celui-ci. D'ailleurs, nous n'avons jamais observé la structure décrite par Mottier. De plus, le spirème n'est nullement dû à un épaississement graduel du filament chromatique initial par condensation lente : il se forme rapidement et tout d'une pièce par accolement longitudinal de deux segments chromosomiques minces.

En raison de la manière dont le peloton se forme, sa constitution morphologique est la même que celle des filaments générateurs : il n'est donc pas formé d'une succession de disques chromatiques sur un fond de linine, comme le déclarent Allen et Mottier, mais il est chromatique dans toute son étendue [1]. La coloration, d'ailleurs, ne dénote pas deux constituants morphologiques différents, comme le voudraient ces auteurs. Elle prend sur toute la longueur du spirème; mais comme les filaments accolés sont inégalement épais et condensés, les nœuds formés par la rencontre de sem-

[1] Tout récemment encore, Martins Mano 04), Moll (05) et Sypkens (05) ont nié l'existence de deux constituants *morphologiques* différents, la chromatine et la linine, dans l'élément nucléinien.

blables renflements font saillie et se colorent plus vivement, donnant au spirème un aspect moniliforme. Notons encore que ces renflements débordant sur les deux côtés du filament spirématique ne se correspondent pas aussi régulièrement qu'ils devraient le faire s'ils appartenaient à des disques se succédant à intervalles réguliers (*Lilium*, fig. 1 et 1[A]; *Allium*, fig. 18 et 19). Ces saillies s'espacent aussi librement que les nœuds dans les segments préspirématiques. On le constate aisément, surtout alors que la fente longitudinale se dessine dans l'axe du spirème et sépare de nouveau les deux filaments, FIG. 31 et 32 (I. *Lilium*, fig. 1[A]; II. *Allium*, fig. 19).

Le clivage du peloton n'est donc pas réel, dans le sens où l'entendent ALLEN et MOTTIER : il n'est que la réapparition des segments primitivement appairés. Nous ne croyons pas qu'il y ait eu soudure parfaite entre les deux filaments accolés pour faire le spirème, comme le pense ALLEN. Le mode de clivage du spirème maturatif est trop différent de celui du spirème somatique. Dans le spirème hétérotypique, en effet, la fente de clivage s'annonce très tôt, dès la contraction synaptique des filaments épais, par une ligne axiale claire, FIG. 31, et reste longtemps indiquée de cette façon; ensuite, brusquement elle se fait séparation très large parfois, tout comme si les filaments étaient indépendants. Ce procédé de dédoublement ne ressemble guère au fendillement classique des tronçons spirématiques somatiques. D'ailleurs, comme on le sait, les deux moitiés sœurs produites par le clivage manifestent la plus grande indépendance mutuelle : elles se séparent et se rejoignent en allures capricieuses.

Il nous reste à toucher un mot de la contraction synaptique elle-même. La naturalité en a encore été niée récemment par MOTTIER (04); le ramassement de l'élément nucléinien durant ce stade serait uniquement dû, d'après lui, à une sensibilité spéciale du noyau en ce moment vis-à-vis des liquides fixateurs. Partant, la contraction n'aurait pas de signification spéciale.

Nous croyons qu'il faut distinguer ici la contraction elle-même des autres phénomènes dont le noyau est le siège. Il est certain qu'en ce moment un accolement se produit et que les filaments se portent l'un vers l'autre : là est *le fait essentiel* du stade synaptique.

La contraction est-elle un fait naturel accompagnant cet accolement, ou bien est-elle, en partie du moins, due aux réactifs? Il faut remarquer d'abord qu'il ne semble pas qu'on puisse rendre compte du synapsis tout simplement par une sensibilité à l'égard des réactifs.

En effet, nous avons observé sur le vivant une certaine contraction. — De plus, pourquoi cette sensibilité serait-elle si spéciale aux noyaux hétérotypiques végétaux et animaux? Enfin, l'orientation constante des filaments spirématiques au sortir du synapsis indique bien que nous sommes en présence d'un stade naturel, en partie du moins, FIG. **7**, **18**, **32**.

Si donc la contraction reconnaît pour cause l'action de réactifs, ce ne peut être que comme cause partielle, se manifestant par suite de phénomènes d'accolement qui se passent en ce moment. Et peut-être pourrait-on dire que le *phénomène naturel* consiste dans un certain ramassement, peu prononcé, de l'élément chromatique en une zone du noyau, ramassement provenant de deux causes : la *disposition des chromosomes* de la télophase précédente et le *rapprochement* des filaments deux par deux en vue de l'accolement. Le ramassement serait *accentué* par les réactifs. L'admission d'une sensibilité spéciale durant le synapsis, durant l'accolement, et en même temps la considération d'une orientation constante des bâtonnets dans le noyau, rendraient compte de plusieurs faits intéressants. D'abord cela expliquerait que, dans la sériation des noyaux d'une même loge, sur matériel fixé, on trouve côte à côte des grumeaux synaptiques sans dualités en même temps que d'autres avec dualités et accolements presque achevés : la sensibilité aux réactifs doit, en effet, être plus grande au début du rapprochement que lorsque celui-ci aboutit à l'accolement. Ensuite cela expliquerait encore pourquoi le synapsis de filaments épais, c'est-à-dire après l'accolement entièrement achevé, présente toujours le même aspect et, comparé au synapsis de filaments minces, paraît bien plus naturel et nullement artificiel; pourquoi encore ce synapsis à filaments épais se déroule graduellement en un spirème typique et très régulier : ce dernier synapsis serait, en effet, dû *uniquement* au rapprochement, et à l'orientation des segments chromatiques.

Sur matériaux fixés, par conséquent, la contraction *violente* et partiellement artificielle est due aux réactifs, *du moins aux premiers stades de l'accolement*. Peut-être est-ce là la raison pour laquelle, lors de nos observations sur le vivant *(Allium fistulosum)*, nous n'avons pu rencontrer que le synapsis de filaments épais et spirématiques.

CONCLUSIONS.

Comme dans nos travaux précédents, nous concluons ici encore que le stade *synapsis* est celui où s'accomplit la *réduction apparente.*

1° « Les filaments minces qui se dégagent du réseau nucléaire *s'accolent deux par deux* au stade *synapsis*, et constituent ainsi des tronçons » spirématiques en apparence simples, mais doubles en réalité. »

2. « Lors du « *dédoublement longitudinal* », ces filaments reparaissent, plus ou moins indépendants, mais définitivement groupés deux par deux. »

3° « Ils deviennent ensuite, en se condensant, les *chromosomes-filles de la première cinèse.* »

4° « Chacun de ces filaments minces accolés représente un des chromosomes somatiques qui sont entrés dans la constitution du noyau, à la dernière cinèse sporogoniale. La réduction numérique de la prophase n'est donc qu'*apparente*. La vraie réduction ne s'opère que par la séparation des chromosomes-filles vers les deux pôles de la première cinèse, et par conséquent celle-ci doit être dite *réductrice*, c'est-à-dire *effectuant la réduction de nombre.* » (Grégoire, 1904.)

BIBLIOGRAPHIE.

1904 *Allen* : Chromosome reduction in *Lilium canadense;* Bot. Gaz., 37.

1905 *Dixon* : Compte rendu dans « Nature », 5th January.

1904 *Grégoire* : La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation; La Cellule, t. XXI, 2d fasc.

1903 *Grégoire et Wygaerts* : La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques. I. Racines de *Trillium grandiflorum* et télophase homœotypique dans le *Trillium cernuum*; La Cellule, t. XXI, 1r fasc.

1904 *Maréchal* : Ueber die morphologische Entwickelung der Chromosomen im Keimbläschen des Selachiereies; Anat. Anzeig.

1904 *Martins Mano* : Nucléole et chromosomes dans le méristème radiculaire de *Solanum* et de *Phaseolus;* La Cellule, t XXII, fasc. 1.

1905 *Moll* : Presentation of the thesis of Dr Sypkens « On the nuclear division of Fritillaria imperialis »; Konink. Akad. van Wetens , Amsterdam.

1903 *Mottier* : The behavior of the chromosomes in the spore mother cells of the higher plants etc.; Bot. Gaz., 35.

1904 *Mottier* : Fecundation in plants Washington.

1904 *Overton, J. B.* : Ueber Parthenogenesis bei *Thalictrum purpurascens*; Ber. Deut. Bot. Ges., B. XXII, H. 5.

1904 *Rosenberg* : Ueber die Reductionsteilung in *Drosera;* Med. fr. Stockholm's Högskolas Bot. Instit

1905 *Rosenberg* : Zur Kenntnis der Reductionsteilung in Pflanzen; Botaniska Notiser, Höftet 1a.

1904 *Schreiner, A. & K. E.* : Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren; Anat. Anzeig.

1904 *Strasburger* : Ueber Reductionsteilung; Sitz. Ber. der K. Preus. Akad. der Wiss

1904 *Tretjakoff* : Die Spermatogenese bei *Ascaris megalocephala;* Archiv für micr. Anat., B. 65, H. 2.

1904 *Berghs* : La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. I; La Cellule, t. XXI, fasc. 1.

1904 » : Id., II; La Cellule, t. XXI, fasc. 2.

1904 » : Id., III; La Cellule, t. XXII, fasc. 1.

EXPLICATION DES FIGURES.

Nous nous sommes servi tantôt de l'objectif apochromatique 1.30 *de* Zeiss, *et tantôt de l'apochromatique* 1.15 *de* Koritska, *et des oculaires compensateurs* 12 *et* 18.

Les grossissements obtenus ainsi sont les suivants :

1.30	Zeiss	×	12	=	1500
1.15	Koritska	×	12	=	2000
1.30	Zeiss	×	18	=	2250
1.15	Koritska	×	18	=	3000

Les dessins ont été faits avec l'aide du prisme de Nachet, *à la hauteur de la platine du microscope.*

PLANCHE I.

Drosera rotundifolia.

FIG. **1** Microsporocyte au début des phénomènes cinétiques.

FIG. **2** Coupe tangentielle d'un noyau dans lequel les filaments chromosomiques s'appairent. En *a*, deux de ces filaments s'entrelacent.

FIG **3** et **4**. Noyaux montrant l'appairement des filaments.

FIG. **5**. Synapsis Filaments géminés et accolés Mélange de filaments minces et de filaments épais

FIG. **6**. Deux fonds de noyaux où l'accolement est presque réalisé. Quelques segments montrent encore leur composition.

FIG. **7** Synapsis. L'accolement est achevé. Les filaments chromosomiques sont uniformément épais.

FIG. **8**. Spirème.

FIG. **9**. Début du dédoublement longitudinal du spirème.

FIG. **10** Stades d'épaississement intermédiaires des segments strepsinématiques devenant chromosomes hétérotypiques.

FIG. **11** et **12**. Stades d'épaississement intermédiaires des segments strepsinématiques devenant chromosomes hétérotypiques.

FIG. **13** et **14**. Chromosomes hétérotypiques mûrs.

Narthecium ossifragum.

FIG. **15**. Noyau microsporocytaire près de subir la contraction synaptique.

FIG. **16**. Synapsis Filaments minces et épais, dualités, accolements.

FIG. **17** Synapsis L'accolement est achevé. En *a* subsiste encore un dernier écartement

FIG. **18**. Synapsis de filaments épais et homogènes.

FIG **19**. Spirème.

FIG. **20** et **21**. Segments strepsinématiques en épaississement.

FIG. **22** et **23** Chromosomes hétérotypiques mûrs.

PLANCHE II.

Helleborus fœtidus.

FIG. **24**. Noyau microsporocytaire avant la contraction synaptique.

FIG. **25**. Synapsis. Apparence granulaire.

FIG. **26**. Synapsis. Mélange de filaments minces et épais. Dualités et accolements.

FIG. **27**, **28** et **29**. Fonds de noyaux synaptènes montrant les appairements des filaments.

FIG. **30**. Filaments ayant échappé à la contraction synaptique. Dualités, accolements.

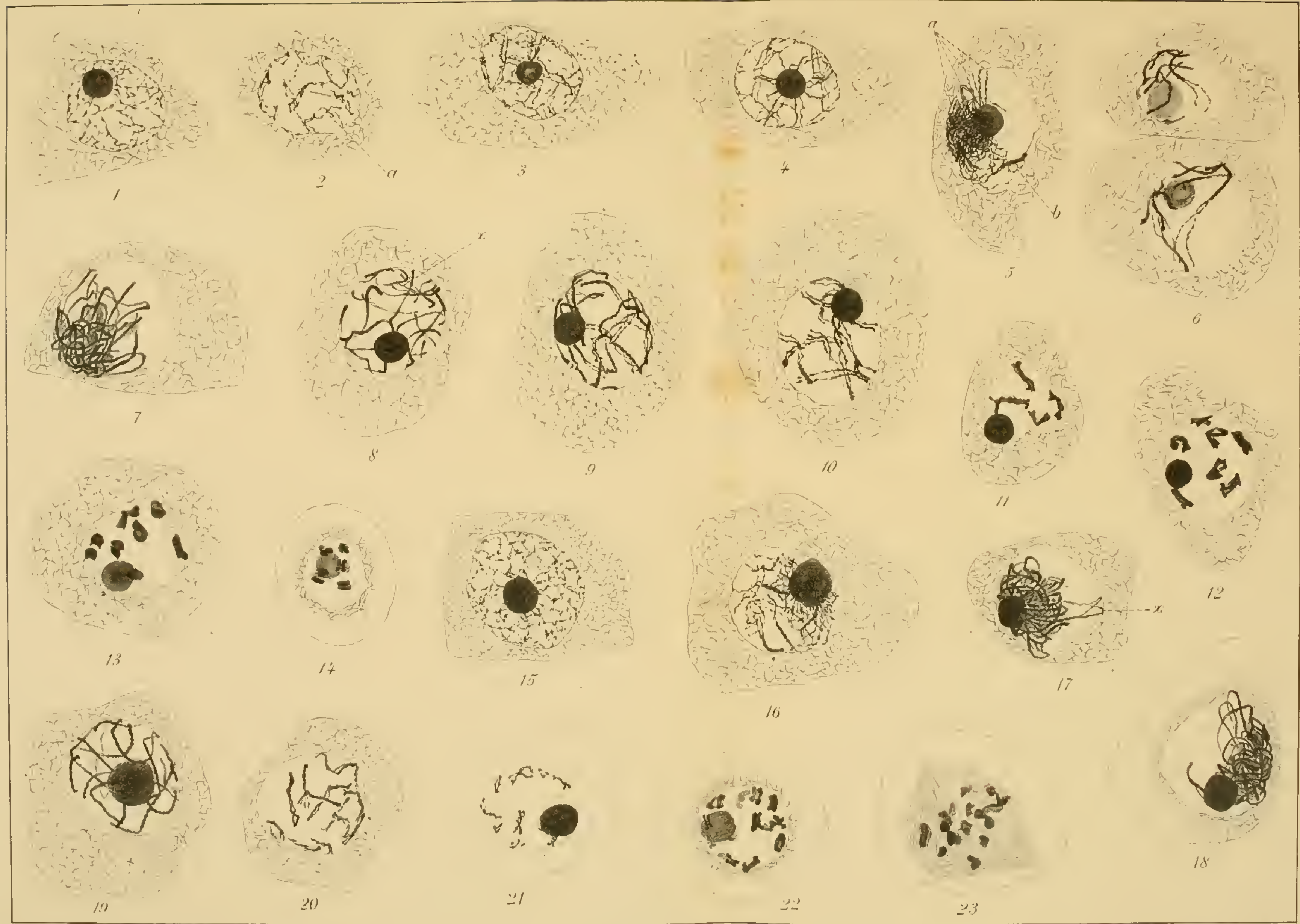
FIG. **31**. Synapsis de filaments épais.

FIG. **32**. Déroulement du spirème.

FIG. **33**. Spirème.

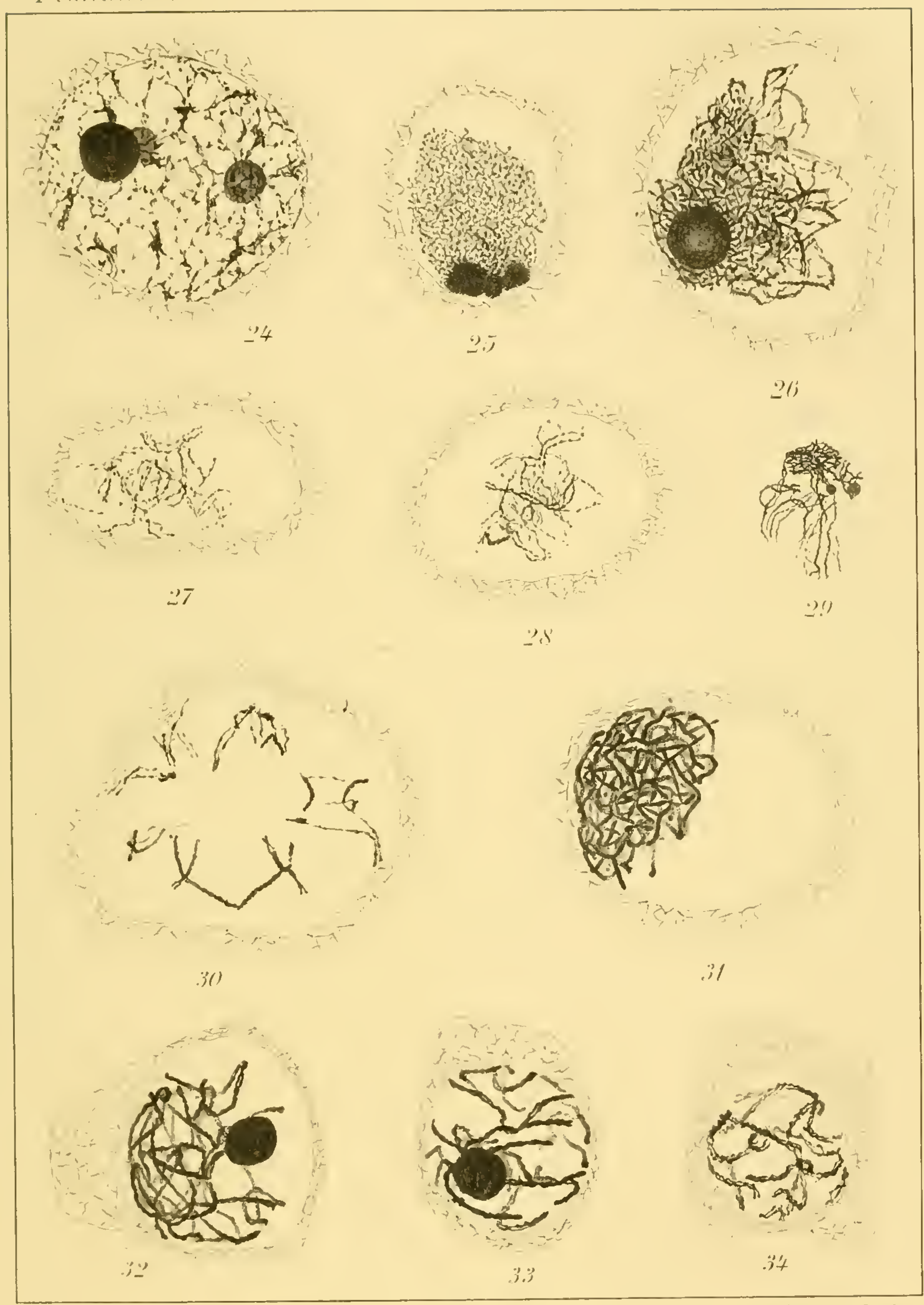
FIG. **34**. Strepsinema.

Planche I



J. Berghs ad nat del.   Imp. L. Mousset Brux   Lith A. Hacha

Planche. II



J. Berghs. ad nat. del.

A. Hacha Lith.

Les phénomènes de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse

DU

CYCLOPS STRENUUS

PAR

le Dr Paul LERAT

INSTITUT CARNOY, LOUVAIN. — LABORATOIRE DU PROF. GRÉGOIRE.

(*Mémoire déposé le 27 mars 1905.*)

Les phénomènes de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse

DU

CYCLOPS STRENUUS

Les études de RÜCKERT (93 et 94) sur le *Cyclops strenuus* sont considérées par la plupart des auteurs comme ayant établi définitivement pour cet objet le schéma de la réduction que KORSCHELT (02) a appelé le schéma *postréductionnel*. Il y a quelques années, on décrivit des cas de plus en plus nombreux d'ovogénèse, de spermatogénèse et de sporogénèse végétale, dans lesquels les chromosomes-filles de la première cinèse subissent, durant l'anaphase I, une division longitudinale préparant les chromosomes-filles de la seconde cinèse. Le schéma postréductionnel était donc ainsi exclu de ces cas. C'est alors que M. le Prof. GRÉGOIRE nous engagea à reprendre l'étude des cinèses de maturation dans le *Cyclops*. Nos recherches s'étendent à l'ovogénèse et à la spermatogénèse et ne s'attachent qu'à un seul point : la maturation dans ses rapports avec la réduction numérique. Nous aurons toutefois l'occasion de faire des observations intéressantes sur le nucléole.

Nous offrons à M. le Prof. GRÉGOIRE, qui a été notre maître et notre conseiller pendant plusieurs années de recherches, l'hommage de nos sincères remerciements.

HISTORIQUE.

Il est inutile de rappeler les travaux de Haecker, sur les *Cyclops*, antérieurs à 1893-94; l'auteur a lui-même, à la suite des travaux de Rückert, abandonné ses anciennes opinions.

En 1893-94, Rückert décrit la maturation dans le *Cyclops strenuus*, le *Diaptomus gracilis* et l'*Heterocope robusta*. C'est le *Cyclops* qu'il étudie le plus complétement. Après avoir exposé très clairement les vicissitudes d'opinions de Haecker et les liens qui rattachent ses travaux, ceux de vom Rath et d'Ishikawa aux idées de Weismann, il reprend l'observation des cinèses de maturation chez le *Cyclops strenuus*.

Sans insister avec précision sur l'origine des bâtonnets avant la période d'accroissement, il décrit ainsi leurs modifications avant et pendant les cinèses de maturation.

Les chromosomes sont formés de deux filaments enroulés. Ils s'épaississent, se déroulent et se raccourcissent. Leur nombre est la moitié du nombre normal, les cinèses somatiques ayant 22 bâtonnets. Chacun de ces bâtonnets doubles, dont les moitiés sont nées de la division longitudinale d'un bâtonnet unique à l'origine, se segmente à nouveau, mais transversalement, et vient, sous forme de *tétrade*, se ranger à l'équateur. La première cinèse, celle qui sépare le premier globule polaire, entraine les dyades; la seconde divise chaque dyade en ses unités.

Il intervient donc successivement une division longitudinale équationnelle pour le premier globule polaire et une division transversale réductionnelle pour le second globule. La réduction numérique de la prophase I n'est qu'apparente, et c'est la seconde cinèse qui, en dissociant les dyades en leurs éléments, effectue la réduction.

En 1895 et 1896, Haecker adopte, pour le *Cyclops strenuus*, la description de Rückert, mais il propose pour le *Cyclops brevicornis* une interprétation toute différente. Il observe là jusqu'à l'équateur la même série de transformations que Rückert et voit ensuite remonter au pôle 12 bâtonnets-filles en forme de V. Ceux-ci s'accolent deux par deux et forment des croix tétravalentes; la cinèse d'où naît le second globule polaire les divisera dans un plan perpendiculaire au plan d'accolement des V. Il y aurait donc ici double réduction : des 24 bâtonnets somatiques, 12 demeurent dans la cellule sexuelle et ces 12 en deviennent 6 par accolement.

Dans un dernier mémoire, paru en 1902, Haecker développe son hypothèse de 1896 sur le *Cyclops brevicornis*. A l'équateur, il voit les 12 chromosomes rangés en deux plans superposés de 6 bâtonnets doubles. Chacun, dit-il, a la valeur de tout un groupe quaterne. Ces deux plans sont distants l'un de l'autre et dans l'intervalle existe une paroi séparatrice, une « Scheidewand »; elle est formée d'un double contour qui enserre un protoplasme différencié, colorable, et se renfle devant les endroits où les chromosomes sont coudés en Λ à angle obtus. D'ailleurs, il n'hésite pas à considérer cette « Scheidewand » comme le résultat d'un mauvais traitement par les réactifs.

Le retour polaire est rapide. Il sépare les moitiés longitudinales de toutes les tétrades et ces moitiés remontent de chaque côté sur deux plans; elles s'accolent alors de la façon que nous venons de dire. Comme depuis l'œuf, les chromosomes paternels et maternels sont restés individualisés à travers toutes les divisions successives; comme d'autre part, suivant Haecker, l'un des plans de l'équateur est paternel et l'autre maternel, ce n'est qu'à la couronne polaire que se mêlent les bâtonnets paternels et maternels et qu'ils fusionnent les qualités ancestrales de plusieurs générations. C'est donc ici qu'a lieu la véritable fécondation en même temps que la vraie réduction dans le nombre des bâtonnets. Pour cela, ceux-ci s'accolent par leur milieu et prennent la forme d'X, qui se couperont bientôt à l'entrecroisement de leurs branches, dans le plan perpendiculaire à celui de leur accolement.

LE MATÉRIEL ET LA MÉTHODE.

Le *Cyclops strenuus* est le seul objet sur lequel porte cette étude.

Il convient de le décrire pour éviter ainsi toute contestation; Lameere le caractérise comme suit :

Les antennules, formées de dix-sept articles, ne s'étendent que jusqu'au troisième anneau céphalo-thoracique; leurs trois derniers articles allongés, plus longs que les précédents, sont sans carène; le pénultième est moins long que le dernier; leurs articles intermédiaires n'ont pas de couronne de denticules. Les soies qui terminent les appendices de l'extrémité abdominale ne sont guère plus longues que ces appendices; le corps est robuste, d'une coloration blanchâtre. Longueur : mâle, 2 mm., femelle, 2 mm. 5.

Pour recueillir les *Cyclops*, on puise à même l'eau des mares, de préfé-

rence parmi les plantes du bord. Puis on jette toute cette pêche dans un entonnoir couvert d'un papier filtre, et tandis que l'eau s'écoule goutte à goutte, on retire les plantes et les animaux qu'on peut saisir, larves d'insectes, coléoptères, etc. L'eau baissant de plus en plus, les *Cyclops* se trouvent bientôt accumulés dans le fond de l'entonnoir. On les tue rapidement en les noyant dans la liqueur de GILSON, où ils demeurent environ dix minutes. La couleur saumon qu'ils avaient prise dans le sublimé s'atténue lentement et passe au rose pâle. Quand ils sont tombés au fond du vase où l'on a crevé le papier filtre, on les lave à l'eau pendant une demi-heure.

Il faut alors s'assurer de leur espèce. On les examine au microscope, où l'œil s'accoutume vite à distinguer le *Cyclops strenuus* sans attendre la vérification minutieuse des caractères anatomiques.

L'enrobage se fait à la paraffine dans de petits tubes à essai, où l'on peut facilement changer les liquides sans perdre les animaux; quand la manipulation est terminée, on brise le tube pour obtenir le cône de paraffine solide. Il est important au cours de cet enrobage de faire séjourner les *Cyclops* pendant dix minutes dans l'alcool au tiers et pendant six heures environ dans l'alcool à 50°. Tout l'enrobage doit se faire très lentement.

Le débit des pièces en lames minces offre les difficultés qu'on rencontre chez les animaux chitineux. Sous le rasoir, la carapace du *Cyclops* se délabre et s'effrite, mais les organes internes, surtout l'appareil génital restent intacts, si bien qu'on peut en obtenir des coupes fines, jusque 3 μ d'épaisseur.

Pour colorer les coupes, le mieux est d'employer l'hématoxyline au fer de HEIDENHAIN; la coloration est nette et indélébile. Les autres méthodes usuelles, même celle au *Carmin borax*, que RÜCKERT recommande, m'ont semblé de loin inférieures.

Enfin, les préparations ont été examinées à la double immersion à l'huile de cèdre, avec l'objectif apochromatique 1,30 de ZEISS et l'oculaire 12 et scrupuleusement dessinées à la chambre claire.

6000 *Cyclops* environ ont été employés pour ce travail.

Si nous avons tenu à expliquer par le menu tous ces détails de la méthode, c'est afin d'éviter des contestations nombreuses. On sait d'ailleurs, depuis les expériences de FISCHER (99), toute l'importance des manipulations lorsqu'on veut apprécier l'exactitude des résultats.

OVOGÉNÈSE.

L'ovaire du *Cyclops strenuus*, FIG. 1, est oblong; l'une de ses extrémités est très allongée; dans le cul de sac qu'elle forme se trouvent les plus jeunes éléments de la lignée sexuelle. L'autre pôle de l'ovaire, qui se continue avec l'oviducte sans démarcation précise, renferme des ovocytes déjà bien développés. Les cinèses de maturation se passent dans l'oviducte. Enfin, les ovisacs ne contiennent que des embryons aux premiers stades de leur développement.

I. Sériation générale.

Nous établirons d'abord la succession des différents stades qui constituent toute l'ovogénèse pour reprendre ensuite l'analyse de chacun d'eux.

La FIG. 1 représente une coupe totale de l'ovaire; on y peut suivre tous les stades de l'évolution sexuelle jusqu'à la fin de l'accroissement des ovocytes ovariques.

1. On trouve d'abord, quand le rasoir a rencontré l'endroit propice, une grande cellule, FIG. 1, *A*, quatre ou cinq fois plus grande que ses voisines, très distincte, occupant la partie la plus reculée de la glande. Nous l'appellerons *cellule apicale*. HAECKER ne l'a pas décrite dans le *Cyclops* et le *Diaptomus*, non plus que WOLTERECK dans le *Cypris*.

2. La cellule apicale est entourée d'une foule de petites cellules, FIG. 1, *B*, dont l'élément chromatique est assez abondant; on ne leur voit pas de limites bien nettes; ce sont plutôt des noyaux plongés dans une masse commune de protoplasme. De ces noyaux, quelques-uns sont en division cinétique. Il est bien clair que ces petites cellules sont des *ovogonies* de différentes générations et que cette seconde zone représente la *zone de multiplication*.

La zone des ovogonies n'est pas étendue. Sa limite vis-à-vis de la zone suivante est marquée par une ou deux rangées de cellules en repos parfait. Nous allons voir que ce stade de repos fait la transition entre les dernières divisions ovogoniales et les ovocytes.

3. Dans la large zone qui suit, le noyau entre alors en *synapsis*, *C*. On y voit l'élément chromatique ramassé dans une région de la cavité nucléaire. Il faut distinguer deux sortes de noyaux en *synapsis*. Dans les uns, les filaments composant le grumeau synaptique sont minces. Au contraire, dans d'autres, les filaments synaptiques sont épais.

Sans admettre que la contraction synaptique soit entièrement naturelle, nous croyons cependant que, si elle est due à l'intervention des réactifs, ce ne peut être qu'en partie. Voici nos raisons :

1° Il est manifeste que l'orientation du synapsis est indifférente : dans certaines cellules, le grumeau est attaché à droite, dans d'autres à gauche, en avant ou en arrière par rapport à l'axe de l'ovaire. On ne peut donc pas trouver là une direction identique de tous les grumeaux, comme elle ne manquerait pas de se produire s'il s'agissait uniquement d'une altération due aux réactifs.

2° Le synapsis se rencontre, pour un objet donné, dans une étendue assez considérable, mais nettement limitée, de la glande génitale; il n'existe ni avant, ni après, pas même exceptionnellement. Il serait extraordinaire qu'une influence des réactifs fut limitée précisément à ce stade.

D'autre part, on a trouvé le synapsis dans un grand nombre d'objets.

4. Vient ensuite une zone fort restreinte, *D*, dans laquelle le filament épais, se détendant au milieu de la cavité nucléaire, mais demeurant encore nettement chromatophile, subit un dédoublement longitudinal.

C'est, pensons-nous, ce stade de filament épais, longitudinalement divisé, que HAECKER (92) a pris pour une figure de *diaster* de la dernière cinèse ovogoniale. D'après l'auteur, les anses chromatiques de la dernière anaphase ovogoniale ne rentreraient pas au repos, mais persisteraient telles quelles jusqu'à la première cinèse maturative. Elles subiraient dès la télophase ovogoniale une division en long préparant les chromosomes-filles de la première figure. RÜCKERT (92) interprète comme HAECKER la succession des phénomènes dans le *Pristiurus*.

Dans tous les autres objets, au contraire, on trouve un repos après la dernière cinèse goniale; qu'il nous suffise de citer WOLTERECK dans le *Cypris* (1898), WINIWARTER dans le lapin et l'homme (1900), GIARDINA dans les insectes (1902), JANSSENS dans le triton (1904), MARÉCHAL dans le *Pristiurus* et le *Scyllium* (1904).

La question de savoir si cette figure correspond au dernier diaster ovo-

gonial ou si elle fait suite à un repos est d'une grande importance. Si c'est un diaster, la division longitudinale qu'on y trouve est vraie, nécessairement. Si, au contraire, cette division en long fait suite à un repos et à un synapsis, il se pourrait, ainsi que nous le verrons plus loin, que le clivage ne fût qu'apparent ou plutôt qu'il n'eût pas la valeur d'une division longitudinale authentique.

Quoi qu'il en soit, il est *absolument certain* chez le *Cyclops* que la dernière cinèse ovogoniale est suivie d'un repos et que les filaments dédoublés en long ne représentent pas un diaster ovogonial. Les considérations suivantes et l'examen des figures le démontreront :

1° Ce stade à filaments dédoublés ne se rattache aucunement à des figures de division somatique. Au contraire, il est séparé de la zone de ces divisions par une longue plage de cellules en synapsis.

2° On ne trouve jamais à ce moment deux noyaux voisins se correspondant symétriquement l'un à l'autre, ainsi que cela devrait être si ces figures étaient anaphasiques.

3° Ajoutons enfin que cette interprétation est confirmée par la comparaison avec tant d'autres objets animaux ou végétaux, où des faits identiques furent observés.

5. La zone de dédoublement longitudinal du filament épais est suivie d'une zone très vaste d'*accroissement ovocytaire*. On y peut distinguer deux régions : dans l'une, FIG. **1**, *E*, PL. I et II, le noyau perd sa colorabilité et le protoplasme s'accroît considérablement, sans former toutefois d'enclaves figurées. Cette période est si longue qu'elle occupe à elle seule tout le reste de l'ovaire, c'est-à-dire plus des trois quarts de la glande.

Dans l'autre région, qui débute dans l'oviducte, — et qui n'est donc pas représentée dans notre coupe totale, — commence l'accroissement métaplasmique, FIG. **7** à **11**. Il est caractérisé par la production d'enclaves vitellines, la formation d'un réseau nucléaire, la recoloration des chromosomes, certaines transformations de ceux-ci aboutissant bientôt à leur condensation définitive, enfin par le développement énorme du nucléole.

6. Vient enfin la zone des *cinèses de maturation*.

Cet aperçu synthétique nous permettra de considérer séparément chacun des stades que nous avons mentionnés. Ainsi nous étudierons :

1. La cellule apicale;
2. Les ovogonies;
3. Le synapsis :
    a) à filaments minces;
    b) à filaments épais (ou spirème);
4. Le dédoublement longitudinal ;
5. L'accroissement ;
6. Les cinèses de maturation.

II. Étude détaillée.

1. Cellule apicale.

Nous avons déjà dit que ni HAECKER ni WOLTERECK n'ont observé, dans leurs objets, la cellule apicale. D'après eux, l'ovaire commence d'emblée par un certain nombre de petites cellules, le « Keimpolster ».

Au contraire, nous avons trouvé à la première assise des cellules génitales de l'ovaire une grande cellule, FIG. 1, *A*, riche en chromatine, que son volume et ses caractères empêchent d'assimiler aux cellules voisines. En effet, bien qu'elle ne soit pas séparée de ces dernières par une membrane distincte, elle offre un noyau quatre ou cinq fois plus grand que les noyaux qui l'entourent. Cette cellule possède un nucléole volumineux, un protoplasme différencié, sans enclaves, et un réseau nucléaire à larges travées, où l'on reconnaît, semble-t-il, des cordons chromosomiques.

Quels sont le rôle et la signification de cette cellule apicale? HAECKER (97) décrit, dans l'embryon du *Diaptomus denticornis*, deux cellules qu'avec une persévérance et un bonheur étonnants il poursuit, au milieu des premiers cloisonnements embryonnaires, dans la cœloblastula et la gastrula. Il les nomme Urgenitalzellen. Toutefois, l'auteur n'a pas suivi ces cellules jusque dans la glande définitive. Il considère néanmoins comme certain que les petites cellules qui constituent le « Keimpolster » doivent provenir de la division des Urgenitalzellen. Nous avons aussi, dans l'embryon du *C. strenuus*, observé souvent deux cellules semblables à celles que décrit HAECKER. Ces cellules ont-elles un rapport avec la cellule apicale? Nous ne pouvons le dire. D'autre part, la cellule apicale fournit-elle en se divisant les cellules ovogoniales? Il est impossible de l'affirmer ou de le nier. D'une part,

la différence très grande entre les dimensions de la cellule apicale et celles des ovogonies semble incompatible avec l'hypothèse de la formation de celles-ci aux dépens de la première. Mais d'autre part, WOLTERECK admet, pour le *Cypris*, que la multiplication des ovogonies se fait par une pullulation périodique, alternant avec des périodes de repos. La même interprétation paraît s'appliquer au *Cyclops*, où l'on n'observe que rarement des divisions ovogoniales. Cela étant, on pourrait admettre aussi que la cellule apicale traverse des périodes alternatives de division active et de repos.

Il faut encore noter un détail fort important. HAECKER affirme que, déjà dans les cellules génitales primordiales, le nombre des chromosomes est réduit à n/2 (16 chez le *Diaptomus*, 12 chez le *Cyclops*). Dans les Urgenitalzellen et la cellule apicale, nous avons au contraire toujours compté plus de 11 bâtonnets, sans pouvoir cependant fixer leur nombre précis.

2. Zone de multiplication. — Ovogonies.

Les ovogonies, FIG. 1, *B*, — issues peut-être de la cellule apicale, — sont riches en substance chromatique. Le noir d'HEIDENHAIN les colore intensément; les mailles du réseau sont inextricables et resserrées dans un noyau d'un fort petit volume.

Il faut signaler l'existence constante d'un nucléole, masse noire perdue dans le noyau. L'endroit que cette masse occupe semble indifférent; presque toujours, elle a des connexions si nombreuses avec les filaments chromatiques que, n'étaient son volume, sa forme nettement sphérique, on la prendrait volontiers pour un renflement du peloton.

Dans certaines cellules, le nucléole paraît unique. Dans beaucoup d'autres, il est double, et les deux masses nucléolaires situées généralement l'une auprès de l'autre ont des dimensions égales. HAECKER (02) a récemment insisté sur la présence de deux nucléoles dans tout le » Keimbahn « du *Cyclops brevicornis*.

Nous avons rencontré parfois différents stades de la division des ovogonies. Le nombre des cellules en division est restreint. La cinèse est rapide. Chose importante à constater, *le nombre des chromosomes n'est pas réduit*.

La couronne équatoriale se présente comme une barre noire au milieu d'un fuseau grêle, où l'on distingue quelques filaments. Il existe aux pôles de ce fuseau deux petits corpuscules, qui sont sans doute des centrosomes.

La zone des ovogonies, nous l'avons vu plus haut, se termine par une ou deux rangées de cellules au repos. La disposition du noyau n'y est pas différente de ce qu'elle est dans les ovogonies des générations précédentes. On dirait, à première vue, que le réseau chromatique est formé d'un ensemble de plaquettes chromatiques réunies par des *tractus achromatiques*. Mais, à y regarder de plus près, on se rend compte que ces apparentes plaquettes ne sont que des parties renflées d'une trame générale.

3. Zone des synapsis.

Dans notre description des stades qui vont suivre, nous négligeons le nucléole. Nous en indiquerons l'évolution dans un chapitre spécial.

Il est difficile de saisir le passage de la disposition en réseau que nous venons de mentionner à celle qui lui fait rapidement suite, nous voulons dire *le synapsis à filaments minces*, FIG. 1, *C*, et FIG. 2, *a*, *b*, *c*, *d*.

Toutefois on voit, entre la zone des noyaux quiescents et celle du synapsis, quelques cellules dans lesquelles le noyau semble rempli de filaments minces encore imparfaitement dégagés du réseau, et correspondant aux noyaux appelés par Winiwarter (00) du nom de leptotènes. Mais nous devons reconnaître que, dans le *Cyclops*, ce stade est difficile à élucider.

La contraction des filaments minces débute donc d'ordinaire brusquement. Il en résulte un magma assez compact, à peu près sphérique et dont les bords présentent souvent de nombreuses bosselures. Souvent, ce magma apparaît tellement dense qu'on n'y peut découvrir aucune structure. Mais dans les cas favorables, lorsque la décoloration est suffisante, on peut facilement se rendre compte que *ce grumeau est formé d'un ensemble de filaments*. Le reste du noyau est vide de tout élément différencié, FIG. 1, *C*, et FIG. 2, *a*, *b*, *c*, *d*.

L'orientation du grumeau par rapport à l'axe de l'ovaire est tout à fait indifférente. Il est refoulé contre la membrane et paraît adhérer à celle-ci sur une certaine étendue.

De plus, nous n'avons jamais pu constater dans le protoplasme, excessivement restreint à ce moment, une formation quelconque qu'on puisse rapprocher d'une sphère ou d'un cytocentre; et par conséquent nous ne pouvons confirmer les observations des auteurs qui ont admis que la contraction se produit toujours du côté où est située la sphère.

Le magma synaptique est souvent assez compact. Mais il est très fréquent de trouver des noyaux où quelques filaments émergent de la masse. Ils se présentent généralement d'un même côté du grumeau et allongent leurs anses dans l'espace vide de la cavité nucléaire. Ces anses sont toujours formées d'un filament grêle, unique, parfois un peu noueux.

Deux faits très importants sont à signaler dès maintenant : c'est d'abord que la transition entre le synapsis à filaments minces et le synapsis à filaments épais dont il va s'agir tout à l'heure, FIG. 3, est extrêmement brusque. Parfois, on rencontre dans un même noyau, sortant du magma unique, des filaments minces et des filaments épais; mais il n'y a nulle part d'intermédiaire : on ne trouve jamais de stade d'épaississement reliant graduellement le filament mince au filament épais, FIG. 2 et 3.

C'est ensuite la présence à ce stade d'appariements (Paarungen) plus ou moins nombreux entre les filaments minces. Dans certains noyaux, on voit un filament d'abord épais se continuer en deux filaments grêles distincts qui divergent, puis se réunissent ou rentrent séparément dans la masse chromatique, FIG. 2, *c* et *d*, FIG. 1 (le premier synapsis à gauche, en bas).

De ce synapsis à filaments minces, on passe au *synapsis à filaments épais.*

Il sort du grumeau des filaments gros, doubles en épaisseur de ceux qui sont entrés en contraction, FIG. 3 et FIG. 1, çà et là. A mesure qu'ils émergent du grumeau, ils s'ordonnent naturellement en anses, parfois très régulières, dont l'orientation dépend de la manière dont la coupe s'est présentée au rasoir. Souvent, ces anses dirigent leur convexité vers la cavité nucléaire. Le filament en est lisse ou un peu bosselé; on n'y trouve jamais de disques ni de plaques chromatiques insérées en une série linéaire sur un ruban achromatique.

Dans les cas favorables, on compte assez facilement le nombre des anses, et on voit qu'elles existent, dès ce moment, en nombre réduit.

Ces anses aboutissent toutes au magma; il est donc impossible de savoir si elles sont réunies ou non en un peloton continu.

Le dégagement des filaments spirématiques ne se fait cependant pas entièrement dès maintenant. Durant toute la période d'accroissement ovarique, il persiste une sorte de magma chromatique situé dans la région synaptique primitive et dans lequel viennent se terminer les anses chromatiques libres dans le reste de leur longueur. Ces anses ne vont se dégager qu'au moment où les œufs seront arrivés dans l'oviducte. Nous reviendrons

sur ce magma chromatique, qui présente une certaine importance au point de vue du nucléole.

4. Dédoublement longitudinal.

Ce dédoublement apparaît bientôt çà et là dans les anses épaisses et coïncide avec une certaine détente de toute la masse chromatique, FIG. 1, *D*, et FIG. 4, *a*, *b*, *c*. Il n'a pas grande régularité et ne se présente jamais comme le clivage de disques chromatiques; souvent les moitiés sont tordues ou entrelacées plutôt que juxtaposées. On voit ainsi d'une masse chromatique marginale, quelquefois fragmentée en deux, s'échapper de nombreux filaments divergents, souvent fendus en long; après avoir couru jusqu'au pôle opposé du noyau, ils rentrent bientôt dans la masse originelle. D'autres fois, la masse sidérophile est centrale et des prolongements doubles en partent en rayonnant vers la membrane. On dirait une araignée dans sa toile.

Nous parlerons plus tard du nucléole.

Avant de poursuivre l'évolution des ovocytes, il convient de chercher le sens des phénomènes qui se sont succédé dans le champ du microscope.

Quelles relations unissent les filaments minces de l'ovocyte avant le synapsis et les tronçons spirématiques qui naissent de ce dernier? C'est là toute la question.

De ce qui précède, il résulte que la série des intermédiaires est la suivante :

Filaments minces et longs. — Synapsis à filaments minces. — Synapsis offrant à la fois des anses à filaments minces et des anses à filaments épais, et montrant en même temps des filaments appariés. — Déroulement du synapsis en anses épaisses. — Dédoublement en long de ces anses.

Le mérite d'avoir établi le premier la sériation des aspects que nous venons de décrire revient à VON WINIWARTER (00), qui l'a étudiée chez le lapin et chez l'homme : filaments minces (noyau leptotène), synapsis mince à dualités (noyau synaptène), filament épais (noyau pachytène), dédoublement longitudinal (noyau diplotène).

Cet auteur considère comme l'interprétation la plus probable, sinon certaine, l'hypothèse qui suit : les filaments minces s'accolent deux à deux, donnant naissance ainsi à un filament épais qui se dédouble ensuite en ses deux éléments constituants.

L'hypothèse d'un accolement préspirématique a été reprise par GRÉGOIRE (04) et BERGHS (04) chez diverses plantes, par SCHREINER (04) chez les poissons, MARÉCHAL (04) chez les sélaciens, ROSENBERG (04) chez les végétaux, TRETJAKOFF (04) chez l'*Ascaris*.

Nous trouvons dans notre objet certaines données qui, sans suffire par elles-mêmes à établir l'hypothèse de l'accolement, sont de nature cependant à confirmer les données favorables à cette interprétation qu'on a découvertes dans d'autres objets et à faire admettre que l'hypothèse de l'accolement est la plus vraisemblable pour le *Cyclops*. Voici ces données :

1) Dualité des filaments minces : dans certains synapsis à filaments minces, on constate dans une anse écartée du grumeau que celle-ci est double en son milieu, unique et épaisse à ses extrémités, FIG. **2**, *c*, *d*. Ces aspects, il importe de le noter, s'observent à un stade qui précède *certainement* le stade à spirème épais, FIG. **3**. On ne peut donc pas les confondre avec les aspects de dédoublement longitudinal qui font suite à ce dernier stade, FIG. **4**, et ils ne peuvent avoir d'autre signification que celle d'un véritable accolement de filaments minces deux à deux. C'est l'argumentation de WINIWARTER pour les animaux et de GRÉGOIRE et BERGHS pour les végétaux, fondée sur la présence d'un stade à spirème épais indivis entre deux stades à dualités.

2) L'existence simultanée dans un même noyau d'anses minces et d'anses épaisses ajoute à ces faits une probabilité de plus.

3) Passage brusque du filament mince au filament épais : il n'existe nulle part d'apparence d'épaississement graduel du spirème, ni de filament à volume intermédiaire entre le mince (leptotène) et l'épais (pachytène). Le filament épais a dès le début un volume double de celui du filament mince.

Ainsi que l'admet GRÉGOIRE (1904), il semble bien clair que les filaments qui s'accolent deux à deux représentent des chromosomes somatiques ; par conséquent, chaque nouveau chromosome, né du synapsis, est bivalent dans le sens de son épaisseur et que ce sont ces filaments minces qui reparaissent lors du dédoublement longitudinal.

Comme nous verrons d'autre part que ce sont ces moitiés longitudinales qui sont distribuées aux deux pôles de la première cinèse de maturation, la réduction durant le synapsis n'est donc qu'une *pseudo-réduction* et la vraie réduction se passe à la couronne équatoriale de la première division.

Ces conséquences, nous les rappellerons après l'étude de cette cinèse elle-même. Faisons seulement remarquer maintenant que, si, comme l'a admis Haecker, le nombre de chromosomes était réduit dès avant le stade ovocyte, on ne pourrait pas appliquer au *Cyclops* l'hypothèse de l'accolement et l'interprétation de la réduction qui s'y rattache. Seulement, nous avons vu que dans le *Cyclops strenuus* la réduction numérique n'apparaît pas avant le stade ovocyte.

5. Zone d'accroissement

Chez le *Cyclops*, l'étude de cette zone est de toute première importance.

Elle fournit une solution définitive au double problème qui se pose dans toute ovogénèse au sujet de cette période :

1) Les chromosomes persistent-ils comme tels?

2) Y a-t-il persistance de la division en long et les moitiés longitudinales vont-elles devenir les branches constitutives de chaque chromosome I *définitif?*

Les auteurs, on le sait, sont partagés. Carnoy et Lebrun (97-02), en ce qui concerne le premier point, nient toute persistance des chromosomes. Woltereck (98) admet aussi que, dans le *Cypris*, l'élément chromatique disparaît durant le stade d'accroissement. Winiwarter (00) dans les mammifères, Giardina (02) dans les insectes, décrivent la formation d'un réseau quiescent à l'aide des chromosomes divisés longitudinalement. Enfin, Hartmann (02) et Guenther (03) admettent que les chromosomes se ramassent en un nucléole, d'où ils se dégageraient plus tard.

D'un autre côté, une foule d'auteurs admettent la persistance des chromosomes durant toute la période d'accroissement. Seulement, beaucoup reconnaissent qu'à un certain moment ils deviennent indistincts et plus ou moins invisibles.

Touchant le second point, il faut rappeler que plusieurs auteurs ne considèrent pas les deux moitiés de la division longitudinale comme destinées à devenir les branches constitutives des chromosomes de la première cinèse. Tels sont, entre autres, Rückert (92) pour les sélaciens, Schockaert (02) pour les planaires.

Haecker, dans le *Cyclops* et le *Diaptomus*, dessine durant tout le stade d'accroissement des chromosomes très nets, lisses et clairement formés de

deux moitiés longitudinales. Nous n'avons jamais observé de cas semblable, c'est ce qui nous autorise à croire que HAECKER a schématisé ses dessins.

L'intérêt primordial du *Cyclops* est précisément qu'il permet *d'une part* d'observer des transformations assez notables des chromosomes et de constater *d'autre part* que ceux-ci ne perdent pas leur autonomie et que leurs moitiés longitudinales deviennent en se condensant les deux branches de chaque bâtonnet définitif, c'est-à-dire, comme nous le verrons, les chromosomes-filles I. C'est ce que nous allons décrire.

Plus haut, nous avons dit qu'il faut diviser la zone d'accroissement en deux zones secondaires : la première, où le protoplasme est sans enclaves, s'étend jusqu'aux confins de l'ovaire ; la seconde, où le deutoplasme apparaît dans le protoplasme, commence à l'endroit où les œufs arrivent dans l'oviducte au voisinage du canal intestinal.

Première zone d'accroissement (jusqu'à la limite distale de l'ovaire).

Le phénomène le plus apparent de cette période d'accroissement, c'est l'augmentation de volume de l'ovocyte.

Le protoplasme cellulaire ne paraît pas se modifier. Il est toujours constitué d'un réseau très fin, vide d'enclaves et dans la masse duquel se trouvent les noyaux. Le plus souvent, il n'existe pas de membrane cellulaire visible. Dans quelques parties cependant, où les œufs sont le plus tassés les uns sur les autres, une mince ligne à double contour les délimite. Cela se rencontre surtout dans le voisinage du bord libre de l'ovaire ; les cellules y sont pressées et chacune d'elles s'enfonce dans la masse en forme de coin, ce qui donne à l'ensemble des ovocytes un aspect radié, FIG. 1.

Quant aux noyaux, ils sont toujours nettement circonscrits par une membrane. Ils augmentent rapidement de volume jusqu'à devenir au bout de la zone d'accroissement dix à quinze fois plus volumineux qu'après le synapsis.

Il se passe, pendant ce temps, des modifications dans la structure de ces noyaux.

Les anses chromatiques doubles se détendent de plus en plus et se granulisent ; elles subissent surtout une décoloration graduelle commençant souvent du côté convexe des anses, tandis que les parties qui sortent ou qui s'enfoncent dans le pâté chromatique demeurent plus vivement colorées, FIG. 1, *E*, PL. I et II. Cette décoloration partielle des anses les rend un peu moins nettes et surtout elle rend indistinctes leurs dualités. Mais

quelque granuleux, quelque pâles que deviennent les filaments, on les suit toujours très facilement et de plus, chose importante, on ne voit jamais disparaître les dualités. Elles restent toujours apparentes dans les tronçons d'anses qui demeurent bien colorés. Ces tronçons offrent ceci de particulier qu'ils sont déjà plus lisses près du pâté chromatique que dans leurs parties éloignées, comme si la différentiation était d'autant plus rapide que le filament double est plus près de ce pâté.

Durant toute cette période qui nous occupe, il n'existe rien de différencié dans le noyau, sauf le pâté chromatique et les anses chromatiques doubles. Il n'y a donc pas encore de réseau caryoplasmique.

Il arrive un peu plus tard que les anses du peloton se libèrent partiellement et prennent une certaine autonomie. Celle-ci, d'ailleurs, n'est jamais complète à ce stade. On peut ainsi trouver dans le noyau quelques tronçons isolés d'une longueur variable fendus longitudinalement ou du moins séparés en deux portions voisines. Ce sont déjà les bâtonnets, dont l'existence et les caractères s'affirmeront surtout dans la zone suivante.

Deuxième zone d'accroissement (dans l'oviducte).

Elle offre les particularités suivantes :

1) La formation des enclaves vitellines;

2) L'apparition d'un réseau à l'intérieur du noyau;

3) Des transformations assez considérables dans les chromosomes, aboutissant à leur achèvement.

4) Des modifications importantes du nucléole.

Nous ne nous arrêtons pas au premier de ces points; le quatrième trouvera sa place quand nous traiterons du nucléole; étudions ici les deux autres.

D'abord le réseau nucléaire.

En général, il semble se former d'une façon extrêmement rapide. Dans les coupes où nous voyons l'ovaire en continuité avec l'oviducte, le contraste entre les ovocytes ovariens et ceux de l'oviducte est extrême. Les premiers ne montrent, dans la cavité nucléaire, que les anses chromosomiques assez décolorées; les seconds, au contraire, ont un noyau rempli d'un réseau assez abondant, dans lequel sont engagés les chromosomes; ce réseau est lui-même assez vivement coloré, FIG. 9, 10, 11, et ses trabécules portent un grand nombre de granulations chromatiques. Au sein de ce réseau, on reconnaît toujours nettement les chromosomes, ainsi que nous allons le voir.

Quelle est l'origine de ce réseau et comment s'ébauche-t-il? Nous avons observé parfois certains noyaux de la zone d'accroissement métaplasmique, dans lesquels le réseau n'est pas encore formé. Alors, on constate l'une des deux dispositions des FIG. **6** et **7**. Ou bien la plupart des chromosomes sont transformés en une sorte de bandes réticulées et granuleuses, réunies entre elles par quelques brides chromatiques; ou bien ils se conservent assez lisses dans une cavité où apparaissent quelques plages de réseau.

Faut-il considérer ces dispositions comme intermédiaires entre les noyaux dépourvus de réseau et ceux qui sont remplis d'un réseau abondant et admettre alors que celui-ci se formerait graduellement, peut-être aux dépens des chromosomes eux-mêmes? Nous ne pourrions répondre à cette question. Nous croyons cependant qu'en général le réseau se forme assez brusquement. Et nous mettrions volontiers cette apparition brusque en rapport avec le moment où se forme le réseau et avec l'aspect qu'il présente au moment de sa formation. C'est lorsque les ovocytes arrivent *au contact du canal intestinal* que le réseau apparaît au moment où l'œuf reçoit une nourriture abondante, et il se montre, ainsi que nous l'avons dit, sous une forme extrêmement granuleuse. Nous ne serions pas éloigné de penser que nous sommes là en présence d'un phénomène trophique, et que le réseau représente en quelque sorte un dépôt de substances nucléaires nouvelles se faisant rapidement dès que la nourriture afflue dans l'œuf.

Voyons maintenant les transformations des chromosomes. On pourrait dire qu'elles consistent en une certaine expansion de leur substance, suivie, bientôt après, d'une reconcentration de celle-ci, amenant les chromosomes à prendre leur forme définitive. Chacun d'eux est d'abord transformé en une sorte de petit réseau granuleux, plongeant dans le réseau extrachromosomique et rattaché à ce dernier. Les FIG. **7**, **9**, **10**, **11**, **14** montrent nettement ces modifications chromosomiques. Les FIG. **15**, **16**, **17**, **18**, **19** représentent au contraire la reconcentration progressive des chromosomes.

Toute cette série de figures est extrêmement instructive, car elle possède une valeur probante toute spéciale au point de vue des deux questions que nous posions plus haut au sujet de la période d'accroissement, p. 176. Il faut remarquer, en effet, que les modifications dont nous venons de parler ne se produisent pas en même temps ni avec la même importance dans tous les chromosomes. Certains d'entre eux devancent pour ainsi dire leurs compagnons, et à tout moment on voit, dans le noyau à côté de chromosomes réticulisés, d'autres chromosomes, dont une partie au moins est déjà

concentrée et lisse, FIG. **9**, **10**, **11**. Il y a plus, dans ces portions lisses on discerne toujours très nettement les deux moitiés longitudinales. Et nous suivons celles-ci sans interruption jusque dans les chromosomes définitifs. C'est grâce à ces deux circonstances que nous pouvons établir les deux conclusions suivantes :

1) Il y a persistance des chromosomes. Et c'est précisément l'avantage du *Cyclops* de laisser voir, à tous les instants du développement, au moins des portions individualisées des chromosomes. Le noyau n'est jamais exclusivement occupé par un réseau dont certaines travées représentent les bâtonnets ou leurs axes, sans que ces travées possèdent de caractères morphologiques spéciaux.

Au contraire, c'est ce qu'on trouve souvent dans d'autres objets ; chez les batraciens et les poissons, les tronçons chromosomiques disparaissent par décoloration graduelle ; ailleurs, on les voit engagés dans un réseau où ils sont méconnaissables. Ici, si nous les voyons se décolorer, si nous les voyons s'engager dans un réseau, nous pouvons affirmer cependant, grâce à la présence constante de portions lisses, que ces bâtonnets persistent sans interruption. Et ce cas du *Cyclops* est fort important. Il en résulte, en effet, qu'il faut admettre la persistance des bâtonnets même dans les cas où les tronçons deviennent invisibles ou méconnaissables, c'est-à-dire dans les cas où leurs modifications sont plus considérables que dans le *Cyclops*.

2) Les moitiés longitudinales des anses deviennent les branches des bâtonnets.

Nous avons suivi, étape par étape, les moitiés longitudinales du chromosome, depuis son origine synaptique jusqu'à son achèvement. Nous pouvons ainsi affirmer qu'à aucun moment de cette évolution ne se produit un repliement semblable à celui qu'ont décrit plusieurs auteurs pour la spermatogénèse. Les deux branches constitutives du chromosome définitif sont les deux moitiés longitudinales.

6. Les cinèses de maturation.

Quand, après ces multiples transformations, les chromosomes de l'ovocyte sont mûrs et vont se diviser pour l'expulsion du premier globule polaire, on les trouve épars dans le noyau, au nombre de onze, FIG. **17**, **18**, **19**, **20**, **21**. Chacun d'entre eux est double et ses deux moitiés sont lisses, nettement circonscrites, uniformément colorées. Ils occupent aussi

bien le centre du noyau que sa périphérie. Leurs moitiés constitutives ont entre elles des rapports variables : elles restent parallèles ou se montrent enlacées ou sont croisées en forme de **X** très allongés, mêmes figures.

Rückert, on le sait, décrit des chromosomes en forme de tétrades. Les deux branches constitutives de chacun d'entre eux seraient fendues transversalement. Nous n'avons jamais observé ces tétrades. En analysant les chromosomes avec la combinaison : objectif apochromatique 1.30 de Zeiss et oculaire 12, nous constatons toujours facilement que les deux branches sont tout à fait continues. Ce n'est *qu'au moment où les chromosomes s'attachent aux fibres du fuseau*, fig. **22**, **23**, **24**, que nous rencontrons *dans les vues polaires* des aspects ressemblant un peu à ceux que décrit le professeur de Munich. A ce stade et dans ces conditions, nous observons parfois, au milieu de certaines branches, un endroit plus clair, une portion plus pâle, correspondant assez bien à l'étranglement décrit par Rückert. Mais en mouvant la vis micrométrique et en poursuivant ces anses dans la profondeur, on se rend très bien compte de la continuité des branches. Leurs portions claires s'expliquent simplement de la façon suivante : comme tous les plans de la coupe ne se trouvent pas au point en même temps, si l'on dispose le microscope de manière à voir au point les deux portions terminales des branches chromosomiques, il en résultera que les deux portions médianes, situées maintenant l'une au-dessus, l'autre au-dessous du niveau de vision claire, n'apparaitront que d'une façon voilée. Elles se montreront donc plus claires, et feront l'effet d'une fente transversale. On se rend facilement compte de la vérité de cette interprétation en faisant mouvoir la vis micrométique. On suit alors les deux petites proéminences formées au-dessus et en dessous du chromosome par les deux portions médianes soulevées déjà vers les pôles, fig. **23**, **24**.

Si on ajoute à cela le fait que, très souvent, la chromatine montre une tendance à s'accumuler aux extrémités, on comprend facilement comment des apparences de groupes quaternes peuvent se produire sans avoir cependant la signification qu'on leur a attribuée.

Il existe de nombreuses variétés dans la forme des chromosomes. Les deux branches sont parallèles, croisées, enlacées, disposées en **V** ou en **Y**. Quelquefois, dans le protoplasme moins dense autour des bâtonnets, on aperçoit les moitiés de ceux-ci réunies entre elles par des brides très minces qu'on voit courir dans l'espace clair qui les sépare, fig. **20** et **21**; ces brides persistent parfois plus tard et donnent alors à la couronne équatoriale des

aspects spéciaux. La « Scheidewand » de Haecker se rapproche fort de cette disposition ; peut être ne faut-il voir là qu'un accident de préparation, ainsi que Haecker l'admet pour la membrane séparatrice.

C'est alors que certains filaments du fuseau qui s'ébauche s'insèrent sur les bâtonnets. Souvent, on voit à l'endroit de cette insertion un petit cône d'implantation très visible : c'est une légère éminence dont la base fait corps avec le bâtonnet, qui est aussi colorée que lui et d'où partent vers le pôle les filaments fusoriaux. Le lieu de l'insertion est variable : on l'observe indifféremment au milieu du chromosome, au bout de ce dernier ou excentriquement, entre le bout et le milieu. C'est ainsi que se trouvent réunis chez le *C. strenuus* les trois types d'insertion classiques pour les végétaux :

1) l'insertion médiane où les parties du bâtonnet de chaque côté de l'endroit d'insertion sont égales $\stackrel{|}{=}$, fig. 25, 26;

2) l'insertion terminale qui ne divise pas le bâtonnet par son implantation $\stackrel{|}{=}$, fig. 25;

3) l'insertion subterminale où les filaments s'attachent au bâtonnet en dehors de son milieu et délimitent ainsi deux parties inégales $\stackrel{|}{=}$, fig. 26.

Telles sont les formes des chromosomes lorsqu'ils se rangent au plan équatorial. La figure équatoriale est bien un plan et non pas une couronne : on trouve, en effet, des bâtonnets à toutes les profondeurs de la cellule dans les ovocytes vus de profil, et dans ceux vus du pôle, on observe, outre les bâtonnets de la circonférence, plusieurs bâtonnets centraux.

A l'équateur, ces chromosomes montrent toujours leurs deux moitiés superposées. Jamais on n'y rencontre de groupes quaternes; jamais nous n'avons trouvé, dans les nombreuses figures à ce stade, la moindre apparence qui pût ressembler à une tétrade.

De plus, les bâtonnets ne restent pas raides et parallèles comme dans les schémas de Rückert. La variété de leurs insertions fait varier aussi leurs formes dès le début de l'anaphase.

Ils prennent nettement la forme de deux V opposés ($\stackrel{\wedge}{\vee}$) quand leur insertion est médiane, fig. 25, 26.

Ils se coudent aussi, mais inégalement, quand leur insertion est subterminale (⅃), fig. 26.

Ils se relèvent tout droit quand leur insertion est terminale (|), FIG. 25.

Mais tandis que leurs extrémités symétriques affrontées jusqu'alors s'écartent un peu, mais toujours en regard l'une de l'autre, on voit, dès que commence l'anaphase, plusieurs bâtonnets se diviser dans le sens de leur longueur, soit dans une de leur branches, soit dans leurs deux branches à la fois. Ces V doubles ou ces V à trois branches ont des moitiés égales ou inégales selon l'insertion des bâtonnets dont ils proviennent.

Ce phénomène n'est nullement une apparence : les plus forts grossissements démontrent encore l'existence d'une fente longitudinale, tandis qu'ils montraient plus haut la continuité dans les prétendues fentes transversales de Rückert. Il n'est pas non plus une exception. Toutes nos figures en font foi. Il est impossible enfin d'expliquer cette constance de la division en long par un accident de préparation, puisque jamais à des périodes précédant l'anaphase de semblables aspects ne nous ont apparu.

Il importe de remarquer ceci pour l'interprétation de nos figures : au moment où, comme nous l'avons dit, nous voyons des chromosomes divisés en long opposés deux par deux à l'équateur, nous comptons certainement de chaque côté le nombre réduit complet de chromosomes. On ne pourrait donc pas expliquer nos figures de la façon dont Haecker a expliqué les figures du *Cyclops brevicornis*, à savoir en admettant l'existence de deux plans de six chromosomes doubles. Cette interprétation suppose en effet qu'il n'existe de chaque côté de l'équateur que la moitié du nombre réduit. Dans le *Cyclops strenuus*, puisque les figures comportent de chaque côté de la ligne équatoriale le nombre réduit complet de chromosomes, il est clair que ce stade constitue l'anaphase, que nous sommes en présence du commencement de séparation dicentrique des chromosomes vers les pôles; et par conséquent la division montrée par ces chromosomes ne peut être qu'une vraie division longitudinale, à mettre sur le même pied que toutes les divisions longitudinales tant de fois décrites dans les chromosomes-filles de la première cinèse de maturation.

Quel est le sort ultérieur des bâtonnets? Donnent-ils sans repos le second globule polaire? Rückert l'affirme et cette affirmation a pour elles toutes les vraisemblances. Nous ne saurions pas l'établir définitivement, parce que nous n'avons jamais pu poursuivre un œuf jusqu'au terme de sa

maturation. Par comparaison avec tous les autres objets, nous pouvons l'admettre ici comme logique et seule possible.

En tous cas, les faits qui précèdent, dûment constatés dans le *Cyclops strenuus*, font rentrer cet objet dans le schéma de tant d'autres où l'on a établi qu'une division longitudinale à l'anaphase I préparait les chromosomes-filles de la seconde cinèse.

Le nucléole dans l'ovogénèse.

L'ovogénèse du *Cyclops* offre au sujet du nucléole des données intéressantes, surtout si on les rapproche des observations faites dans les autres objets, et nous faisons principalement allusion aux rapports éventuels entre les chromosomes et le nucléole.

Au repos qui précède la période d'accroissement, nous avons observé dans les jeunes ovocytes un et souvent deux nucléoles.

Que deviennent-ils pendant le synapsis? Au début, le nucléole conserve son individualité pendant un certain temps : quelques cellules le montrent encore tout à fait indépendant.

Bientôt, le nucléole ne demeure plus nettement distinct du grumeau sidérophile. A-t-il persisté, ou bien a-t-il disparu, ainsi que l'admet D'HOLLANDER (04) pour les oiseaux? Nous inclinons à croire qu'il subsiste. On remarque en effet, dans le magma synaptique, une tache plus foncée, paraissant homogène et se distinguant ainsi de l'amas enchevêtré des filaments chromosomiques. D'autre part, lorsque un peu plus tard les chromosomes vont se dégager les uns des autres, on reconnaîtra, tout à fait distincte et assez volumineuse d'emblée, une tache nucléolaire incolore parmi les empâtements chromatiques très noirs. Souvent, une fois libéré du grumeau, le nucléole reprend sa forme plus ou moins sphérique d'autrefois.

Les modifications sont surtout importantes à partir du moment où commence l'accroissement deutoplasmique de l'ovocyte, c'est-à-dire à partir du moment où les ovocytes arrivent au contact du canal intestinal, FIG. **8** et suivantes.

Après une décoloration partielle, qui coïncide avec une coloration plus foncée des chromosomes, le nucléole se charge à nouveau de matière chromatophile; puis, tandis que se forme le réseau chromatique et que les chromosomes se condensent et deviennent de plus en plus sidérophiles, le nucléole lui-même pâlit insensiblement. A cette période, il a grandi comme

l'ovocyte et son volume est considérable. Il a la forme d'une boule et contient de nombreuses vacuoles pressées les unes contre les autres, qui lui donnent une apparence réticulée, FIG. 12.

Mais ce stade est passager. La sphère s'allonge ou s'étrangle, se contourne de mille façons, perd ses vacuoles et par conséquent l'apparence de son réseau intérieur. Le nucléole prend la forme d'un boyau large et irrégulier dont la couleur s'unifie de plus en plus. A ce moment, il contient encore de la chromatine. Celle-ci prend bientôt un aspect bizarre : au sein du nucléole apparaît, nettement dessinée, une masse chromatique noire, rétractée et parfois rattachée par des brides à la périphérie du nucléole. On dirait d'une chromatolyse, dans le sens propre du mot. Cette résolution chromatique s'achève, comme le montre la FIG. 9 qui présente trois fragments de nucléole à des moments différents de la chromatolyse. Elle vide complétement le boyau nucléolaire de son contenu sidérophile.

Alors, le nucléole n'apparaît plus que comme une tache amorphe et sans structure, nettement délimitée au milieu du réseau caryoplasmique. Quelquefois coexistent encore divers fragments. On peut poursuivre très loin des tronçons de nucléole parmi les filaments du fuseau dans la couronne équatoriale. On le retrouve encore à l'anaphase sous forme d'une sphère perdue dans le protoplasme différencié.

Pendant tous ces remaniements, les chromosomes gagnent ce que perd le nucléole, comme si ce dernier leur cédait peu à peu la chromatine dont il est d'abord rempli. Cet échange expliquerait le remaniement total de la nucléine durant le stade d'accroissement; elle expliquerait aussi l'atrophie du nucléole et permettrait de découvrir, du moins partiellement, son utilité et son rôle dans la maturation des cellules sexuelles.

Quoi qu'il en soit, il y a certainement, dans le *Cyclops*, *distinction parfaite entre le nucléole et les chromosomes*; leurs rapports ne sont que des échanges de substance et non des relations morphologiques directes. Le grand nucléole fragmenté de l'ovocyte durant les derniers stades de l'accroissement n'est pas autre chose que le nucléole du stade présynaptique.

Il semble que ce nucléole du *Cyclops* a la même valeur que celui de tant d'autres objets, celui des échinodermes par exemple. Il faudrait donc, cette assimilation une fois reconnue, admettre qu'il n'y a pas non plus dans ces objets de rapports morphologiques directs entre le nucléole et les bâtonnets.

Peut-être aussi, comme nous l'avons vu plus haut, le nucléole chez le

Cyclops strenuus est-il de nature à éclairer le problème obscur encore de la signification du nucléole en général.

Car, il est remarquable que cet organe prend ici son développement considérable et son grand volume à partir du moment où les œufs arrivent dans l'oviducte au contact du canal intestinal. Ce fait est accompagné de circonstances concomitantes qui en complètent la portée : l'expansion des chromosomes, la formation du réseau extrachromosomique, la vacuolisation et la dilatation du nucléole lui-même, après une colorabilité momentanée, enfin l'apparition constante d'enclaves vitellines dans le protoplasme. Ce sont tous là, semble-t-il, des phénomènes trophiques à rapprocher les uns des autres, mais pour lesquels nous ne proposons pas d'hypothèse générale.

Il existe encore ici une particularité à mettre en rapport avec ce qu'on observe chez les poissons et les batraciens : l'empâtement chromatique du début du stade d'accroissement apparaît quelquefois sous forme de plusieurs gouttelettes de chromatine qu'on dirait avoir coulé sur les filaments chromosomiques, FIG. 5. Puis ces gouttelettes se concrètent en ilots plus grands.

Les nucléoles des batraciens et des poissons ne sont-ils pas formés de gouttelettes semblables devenues indépendantes? MARÉCHAL (05) vient précisément de signaler cet aspect en gouttelettes que présentent les nucléoles des poissons. Nous ne faisons que suggérer cette hypothèse.

SPERMATOGÉNÈSE.

Sériation.

La glande testiculaire a la forme d'un Y dont les branches supérieures se terminent par les spermiductes. C'est à la pointe de la branche unique inférieure que naissent les plus jeunes cellules de la lignée spermatogénétique. A mesure qu'on s'éloigne de cet endroit, on rencontre des cellules de plus en plus différenciées, de plus en plus petites, jusqu'aux spermatozoïdes tout formés.

Nous avons représenté dans la FIG. 31 une coupe totale du testicule. La sériation, sauf en ce qui concerne la deuxième cinèse, y est nette et confirme pleinement celle de l'ovogénèse.

Nous ne rencontrons pas ici la cellule apicale nettement caractérisée et distincte de ses voisines comme elle se trouve dans l'ovogénèse. Le cul-de-sac du testicule est occupé par un certain nombre de grandes cellules, montrant souvent des stades de division.

La zone de ces cellules se continue avec une zone assez longue de spermatogonies. Une zone très longue de synapsis à filaments minces fait suite à celle-ci, puis viennent le synapsis à filaments épais, la division longitudinale, l'achèvement des chromosomes et enfin les cinèses de maturation. Ces trois dernières zones, outre qu'elles sont très restreintes, sont aussi mal délimitées les unes d'avec les autres.

Nous allons reprendre ces différentes zones en détail, dans les points seulement qui ont quelque intérêt et en omettant tous les faits connus qui n'ont plus d'importance critique.

I. Zone de multiplication.

Il y a peu de chose à dire sur les cellules qui occupent le sommet de la glande et sur les spermatogonies. Notons seulement deux faits très importants pour la comparaison de nos observations avec celles de HAECKER. C'est que, dans les divisions observées dans cette zone, nous comptons, sinon le nombre normal précis de chromosomes (la numération parfaite est toujours assez difficile), du moins un nombre approchant, environ une ving-

taine. Il résulte de là que, dans le *Cyclops strenuus*, la réduction du nombre des chromosomes (réduction apparente ou réelle, peu importe ici) ne se montre pas durant la période de multiplication. C'est ici, comme dans le plus grand nombre de cas (sinon tous), à la prophase spermatocytaire que le nombre $\frac{n}{2}$ apparaît pour la première fois.

Notons un second fait. C'est que, ici comme dans l'ovogénèse, le stade de la division longitudinale dont nous parlerons bientôt ne succède pas directement à l'anaphase de la dernière cinèse goniale, mais en est séparé par un repos, FIG. 31 et 33, et par une longue étape de synapsis mince, FIG. 31 et 34. La coupe 31 en est une preuve évidente.

2. Zone des synapsis.

Le synapsis à filaments minces, FIG. 31 et 34, présente un aspect tout spécial, car la contraction n'y forme pas un grumeau aussi compact que dans l'ovogénèse : une partie du grumeau est constituée par des filaments très distincts, tandis qu'une autre portion offre l'apparence d'une masse chromatique amorphe, où l'on ne peut à première vue découvrir aucune structure. Que représente cet amas chromatique? Est-ce une partie des filaments plus massés, plus denses que les autres? Ou plutôt n'est-il pas constitué par le nucléole?

Au premier examen, la forme sphérique de la masse appuie cette dernière hypothèse. Mais d'autre part, lors de la détente du synapsis, on ne trouve plus de trace de cet amas chromatique; il arrive aussi que, durant le stade de contraction, on distingue dans cet amas lui-même une tache plus claire ou plus foncée qui doit correspondre au nucléole. D'ailleurs, quand cette masse est décolorée davantage, elle se montre, elle aussi, constituée d'un ensemble de filaments (çà et là dans la FIG. 31).

Pendant ce synapsis, nous avons observé aussi des dualités pareilles à celles de l'ovogénèse, FIG. 34. Elles n'apportent pas à l'hypothèse de l'accolement une preuve péremptoire; mais, rapprochées des dualités de filaments constatées dans l'ovogénèse du *C. strenuus* et d'aspects semblables observés dans d'autres objets, elles comportent la même interprétation. Et cela d'autant plus que, dans la spermatogénèse, la transition entre le synapsis à filaments minces et le synapsis à filaments épais (FIG. 31, en *a*) est extrêmement brusque.

Nous admettons donc encore ici que les chromosomes hétérotypiques sont bivalents, et que chacun d'eux résulte de la conjugaison, au stade synaptique, de deux chromosomes somatiques. Cela est en rapport, ainsi que dans l'ovogénèse, avec le fait que la réduction numérique n'apparaît qu'au stade cyte I, contrairement à l'opinion de HAECKER.

3. Préparation des chromosomes.

Il est moins facile, dans la spermatogénèse, de suivre l'évolution ultérieure du spirème. Les stades se succèdent très rapidement et se trouvent un peu mélangés; on retrouve cependant très nets les aspects caractéristiques de la division longitudinale, FIG. 31, 35, 36, 37 et 38, débutant dès le synapsis épais, et on observe le raccourcissement progressif des moitiés longitudinales qui deviennent les branches constitutives des chromosomes I, FIG. 39, 40, 41, 42. A aucun moment, nous n'observons de fait en faveur de l'hypothèse d'un repliement subi par les chromosomes pour former les deux branches constitutives de chaque chromosome de la première cinèse. Ce point n'est cependant pas tout à fait aussi clair ici que dans l'ovogénèse.

4. Cinèses de maturation.

Dans les cinèses de maturation, l'étude détaillée des différentes particularités présente certaines difficultés. La constitution des chromosomes I répond au schéma général, FIG. 41, 42. Ces chromosomes sont souvent formés de deux branches plus ou moins entrelacées ou croisées. Il n'existe nulle part ni tétrade ni *apparence de tétrade*, ni *début de division transversale*. Partant, les figures des métaphases sont classiques et pareilles en tout point aux figures de l'ovogénèse : on y reconnaît divers types de l'insertion des bâtonnets, comme nous l'avons décrit plus haut, FIG. 43, 44, 45.

Il importe de plus de remarquer que les formes mêmes des chromosomes à la métaphase sont incompatibles avec une constitution en tétrade. Et il suffit de comparer nos FIG. 43 à 50 avec les figures correspondantes de RÜCKERT dans l'ovogénèse pour se convaincre de l'évidence de cette assertion.

Dès le début de l'anaphase s'observent les formes classiques de la division en long des bâtonnets-filles, à savoir les aspects de la division hétérotypique de FLEMMING, FIG. 45, 46, 47, 48, 49, 50, 51.

Le passage de la première cinèse à la seconde se fait certainement avec rapidité, sans qu'intervienne un vrai repos. Les figures de la seconde cinèse sont, en effet, mélangées à celles de la première et il n'existe pas, dans cette zone, de noyaux au repos, si ce n'est ceux des spermatides. Il semble donc évident que la seconde cinèse sépare les moitiés longitudinales formées pendant l'anaphase de la première.

COMPARAISON DE L'OVOGÉNÈSE ET DE LA SPERMATOGÉNÈSE ET CONCLUSIONS.

Après ces monographies séparées de l'ovogénèse et de la spermatogénèse, une conclusion s'indique.

La marche générale des processus cinétiques est la même dans la glande mâle et dans la glande femelle.

Ainsi que la suite l'établira, cette identité se prolonge encore dans presque tous les détails. Une exception constante et dès longtemps reconnue concerne le volume des cellules.

Dans le testicule, la cellule se réduit à chaque cinèse, si bien que le volume décroît depuis la cellule apicale jusqu'à l'ovocyte; mais celui-ci, au sortir du synapsis, traverse une longue période d'accroissement et acquiert un développement énorme qu'il maintiendra jusqu'à la fin. Ce stade d'accroissement de l'ovocyte n'a pas d'équivalent dans la spermatogénèse.

Dans la *zone de multiplication*, nous trouvons de part et d'autre, dans l'ovogénèse comme dans la spermatogénèse, que les cinèses s'accomplissent avec le nombre normal de chromosomes, et que par conséquent la réduction numérique ne précède pas, ainsi que le pense HAECKER, la première cinèse de maturation.

Durant la *période de synapsis*, on peut constater, de part et d'autre, les faits suivants. L'élément chromatique du noyau se transforme en une série de filaments minces. Ceux-ci se ramassent en un grumeau plus ou moins compact. De ce grumeau se dégage un spirème épais, qui se répand dans toute la cavité nucléaire.

En même temps, ce *filament épais* subit une » division longitudinale «.

D'autre part, durant le synapsis mince, des filaments se conjuguent deux à deux et donnent ainsi naissance au spirème épais.

Nous considérons donc la division longitudinale comme une division apparente et comme représentant en réalité la séparation à nouveau des deux filaments minces qui se sont accolés au stade précédent. Ces filaments minces représentant eux-mêmes probablement des chromosomes somatiques, il en résulte que les tronçons du spirème, constitués de leurs deux » moitiés longitudinales «, sont en réalité des *chromosomes bivalents*.

Dans la spermatogénèse, les chromosomes atteignent leur forme définitive par le simple raccourcissement des tronçons chromosomiques et les deux moitiés longitudinales deviennent en se condensant les deux branches constitutives de chaque chromosome définitif de la première cinèse.

Dans l'ovogénèse au contraire, les tronçons chromosomiques, après leur division longitudinale, passent par un long stade d'accroissement, pendant lequel ils subissent d'assez importantes transformations. Néanmoins, ils persistent certainement dans leur autonomie et de plus leurs moitiés longitudinales persistent au même titre et deviennent, en se raccourcissant, les deux branches constitutives des chromosomes de la première cinèse. Ceux-ci ne sont pas de vraies tétrades.

Les cinèses de maturation sont identiques dans les deux cas. Ce sont les branches constitutives des chromosomes qui se séparent à la première cinèse. Ces branches subissent, durant l'anaphase, une vraie division longitudinale qui prépare, selon toute vraisemblance, les chromosomes-filles de la seconde cinèse.

La première cinèse est donc *hétérotypique*, et la seconde *homéotypique*. C'est la cinèse hétérotypique qui *effectue* la réduction numérique (qui n'avait été qu'apparente à la prophase) et par conséquent le *C. strenuus* vérifie le type *préréductionnel*.

BIBLIOGRAPHIE.

Berghs : La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale; La Cellule, t. XXI et XXII, 1904.

Carnoy et Lebrun : La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens; La Cellule, t. XII, XIV, XVI et XVII, 1897-1900.

Fischer : Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas, 1899.

Giardina, A. : Sui primi stadi dell' ovogenesi e principalemente sulle fasi di sinapsi; Anat. Anz., Bd 21, 1902.

Grégoire : La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation; La Cellule, t. 21, fasc. 2.

Haecker, V. : Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus; Zool Jahrb , V, 1892.

» Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen (Keimbläschen, Vierergruppen); Arch f. mikr. Anat , XLI, 1893.

» Die Vorstadien der Eireifung; Arch. f. mikr. Anat., XLV, 1895.

» Ueber die Selbständigkeit der vaterl. und mutterl. Kernsubstanz während der Embryonalentwickelung von Cyclops; Arch. f. mikr. Anat., XLVI, 1895.

» Die Keimbahnen von Cyclops; Arch. f. mikr. Anat., IL, 1897.

» Ueber das Schicksal der elterlichen und grosselterlichen Kernantheile. Morphologische Beiträge zum Ausbau der Vererbungslehre; Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., XXXVII, 1902.

Janssens : Das chromatische Element während der Entwickelung des Ovocytes des Triton; Anat. Anzeiger, XXIV.

Korschelt et Heider : Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Thiere. 1902.

Lebrun, H. : La vésicule germinative et les globules polaires chez les anoures. Les cinèses sexuelles des anoures; La Cellule, XIX, 1902.

» Les cinèses sexuelles chez le *Diemyctilus torosus*; La Cellule, XX, 1, 1902.

Lerat, P. : La première cinèse de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse du *Cyclops strenuus*; Anat. Anz. XXI, 1902.

Lubosch : Ueber die Nucleolarsubstanz des reifenden Tritoneneies; Jen. Zeitschr., N. F., Bd 30.

Maréchal : Ueber die morphologische Entwickelung der Chromosomen im Keimbläschen des Selachiereies; Anat. Anz., 1904.

Rosenberg : Zur Kenntniss der Reductionstheilung in Pflanzen; Botaniska Notiser, 1904.

Rückert, J. : Ueber die Verdoppelung der Chromosomen im Keimbläschen des Selachiereies; Anat. Anz , VIII, 1892.

» : Zur Entwickelung des Ovarialeies bei Selachiern; Anat. Anz., VII, 1892.

» : Die Chromatinreduction bei der Reifung der Sexualzellen; Ergeb. Anat. und Entwgesch., III, 1894.

» : Zur Eireifung bei Copepoden; Anat. Hefte, 1893.

Schockaert : L'ovogénèse chez le Thysanozoon brocchi; La Cellule, t. XVIII et XX, 1901 et 1902.

Schreiner : Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren; Anat. Anz., 1904.

Tretjakoff : Die Spermatogenesis bei Ascaris megalocephala; Arch. f. mikr. Anat., 1904.

Winiwarter : Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des mammifères; Arch. Biol., t. XVII, 1901.

Woltereck : Zur Bildung und Entwickelung des Ostracodeneies; Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd 64, 1898.

EXPLICATION DES FIGURES.

Tous nos dessins ont été exécutés à l'aide de la combinaison : obj. 1,30 ZEISS (*d. f.* 2) × *oc.* 12.

PLANCHE I.

FIG. **1**. Coupe totale de l'ovaire depuis la cellule apicale jusqu'à la fin de la 1[e] période d'accroissement. (La suite de cette figure occupe la plus grande partie de la planche II)

A. Cellule apicale : noyau beaucoup plus considérable que les noyaux voisins.

B. Zone des ovogonies et de leur multiplication.

C. Zone des synapsis à filament mince et à grumeau compact.

On voit dans les premiers ovocytes en synapsis soit une masse informe tout entière chromatique, soit le plus souvent quelques filaments minces qui émergent de cette masse. Dans une cellule (la plus proche, dans la figure, de la lettre C), un filament, unique et plus épais à ses extrémités, est double vers le milieu de son trajet.

Dans quelques cellules, le magma moins compact déjà laisse voir un filament épais.

D. Zone du dédoublement longitudinal des chromosomes. Les anses qui sortent du magma chromatique sont toutes divisées en long, souvent très nettement.

Souvent aussi, le magma est fragmenté et les anses doubles réunissent les fragments.

E. D'ici jusqu'au pôle de l'ovaire, les ovocytes sont de plus en plus grands. Ils subissent des décolorations partielles, et la chromatine du magma abandonne peu à peu ce dernier ; les anses se libèrent du grumeau ; quelquefois, la division en long y est peu apparente ou même effacée.

Le protoplasme cellulaire augmente plus encore que le noyau ; il n'est jamais chargé d'enclaves. Les contours cellulaires sont marqués quelquefois.

FIG. **2**, *a*, *b*, *c*, *d*. Différents types de synapsis à filaments minces. Dans **2**, *d*, accolement de deux filaments minces. Deux filaments sortent du magma, cheminent parallèlement l'un à l'autre, se recourbent ensemble en se rapprochant.

FIG. **3**. Synapsis à filament épais, indivis.

FIG. **4**, *a*, *b*, *c*. Déroulement et « dédoublement longitudinal » du filament épais. Les anses chromatiques s'irradient du magma et sont plus colorées aux abords de celui-ci

FIG. **5**, *a* et *b*. Comme pour la FIG. **4**. De plus, le magma chromatique est fragmenté.

FIG. **6**, *a* et *b*. Le filament chromatique se granulise et sa division en long est moins apparente.

FIG. **7**. Ovocyte au second stade de la période de maturation (dans l'oviducte). Chromatinisation très forte. Les tronçons chromatiques, très granuleux, sont encore doubles. Ils sont complétement indépendants du nucléole; il n'existe pas encore de réseau caryoplasmique.

FIG. **8**. Ébauche du réseau caryoplasmique autour de certains bâtonnets. Il existe des bâtonnets dont une partie est déjà lisse et l'autre encore granuleuse.

FIG. **9**. Les bâtonnets granuleux dans le réseau caryoplasmique où leur coloration seule les distingue. L'un d'entre eux est déjà lisse tout entier, un autre l'est en partie.

FIG. **10**. Les chromosomes s'individualisent de plus en plus dans le réseau chromatique. Le nucléole central est tout à fait décoloré.

PLANCHE II.

FIG. **11**. Elle comprend un grand nombre des stades précédents de l'évolution des bâtonnets; certains y sont déjà presque achevés. Le nucléole pâle et fragmenté commence à se vacuoliser.

FIG. **12**. Noyau avec nucléole complétement vacuolisé au centre.

FIG. **13**. Fragments de nucléole en forme de boudin, au début et à la fin de leur décoloration.

FIG. **14**. Même étape que dans la FIG. **11**.

FIG. **15**. Les bâtonnets à un stade ultérieur. Ils sont complétement libres, assez grêles, souvent lisses, toujours doubles.

Gros boyau nucléolaire et fragments de nucléole

PLANCHE III.

FIG. **16**. Comme la figure précédente. Les tronçons du boyau nucléolaire sont moins décolorés.

FIG. **17**, **18**, **19**. Les chromosomes à un moment proche de leur constitution définitive. Leurs moitiés sont trapues, lisses, croisées le plus souvent. Renflement terminal à l'extrémité des bâtonnets.

FIG. **20**, **21**. Formation du fuseau. Il existe souvent une bride fine unissant l'une à l'autre les branches des chromosomes.

FIG. **22**. Figure équatoriale vue du pôle. La couronne est pleine. Il n'y a pas de division transversale des chromosomes.

FIG. **23**. Aspect de couronne équatoriale analogue aux figures où Rückert considère chaque chromosome comme une tétrade. Les branches chromosomiques sont bien continues.

FIG. **24**. Couronne équatoriale vue du pôle avec les différents types d'insertion; nulle part il n'y a apparence de division transversale.

FIG. **25**. Les chromosomes à l'équateur vus un peu obliquement. Cette figure ressemble à celle de Haecker, où cet auteur range les bâtonnets à l'équateur en deux séries superposées. La source de son erreur doit être une figure comme celle-ci.

FIG. **26**. Le premier début de l'anaphase. La branche supérieure du second chromosome offre bien clairement une fente dans sa grande moitié.

FIG. **27**. Anaphase; les bâtonnets à insertion subterminale n'offrent rien de remarquable Au milieu, chaque chromosome-fille à la forme d'un **V** à trois branches.

FIG. **28**. Nouveaux aspects de la division longitudinale des bâtonnets-filles. Les deux extrêmes offrent le type subterminal, les bâtonnets moyens le type terminal où la division longitudinale est déjà très nette.

FIG. **29**. Comme FIG. **27** et **28**.

FIG.. **30**. Belle figure d'anaphase avec la division longitudinale des chromosomes-filles.

PLANCHE IV.

Spermatogénèse.

FIG. **31**. Coupe totale du testicule.

FIG. **32**. Division des spermatogonies (télophase).

FIG. **33**. Réseau du spermatocyte au repos avant le synapsis.

FIG. **34**. Synapsis à filaments minces et épais.

FIG. **35**. Synapsis à filaments épais.

FIG. **36**. Dédoublement longitudinal.

FIG. **37** et **38**. Aspects de déroulement du synapsis.

FIG. **39**. Les chromosomes doubles.

FIG. **40**. Les chromosomes à un stade plus avancé.

FIG. **41** et **42**. Les chromosomes définitivement constitués.

FIG **43** et **44**. Métaphase I : aspects divers des différents types d'insertion.

FIG. **45**. Le début de la division longitudinale des chromosomes-filles I.

FIG. **46**. Deux **V** doubles à l'anaphase.

FIG. **47**. Deux **V** à trois branches.

FIG. **48** et, surtout, **49** et **50**. La division longitudinale à la fin de l'anaphase.

TABLE DES MATIÈRES.

Planche I

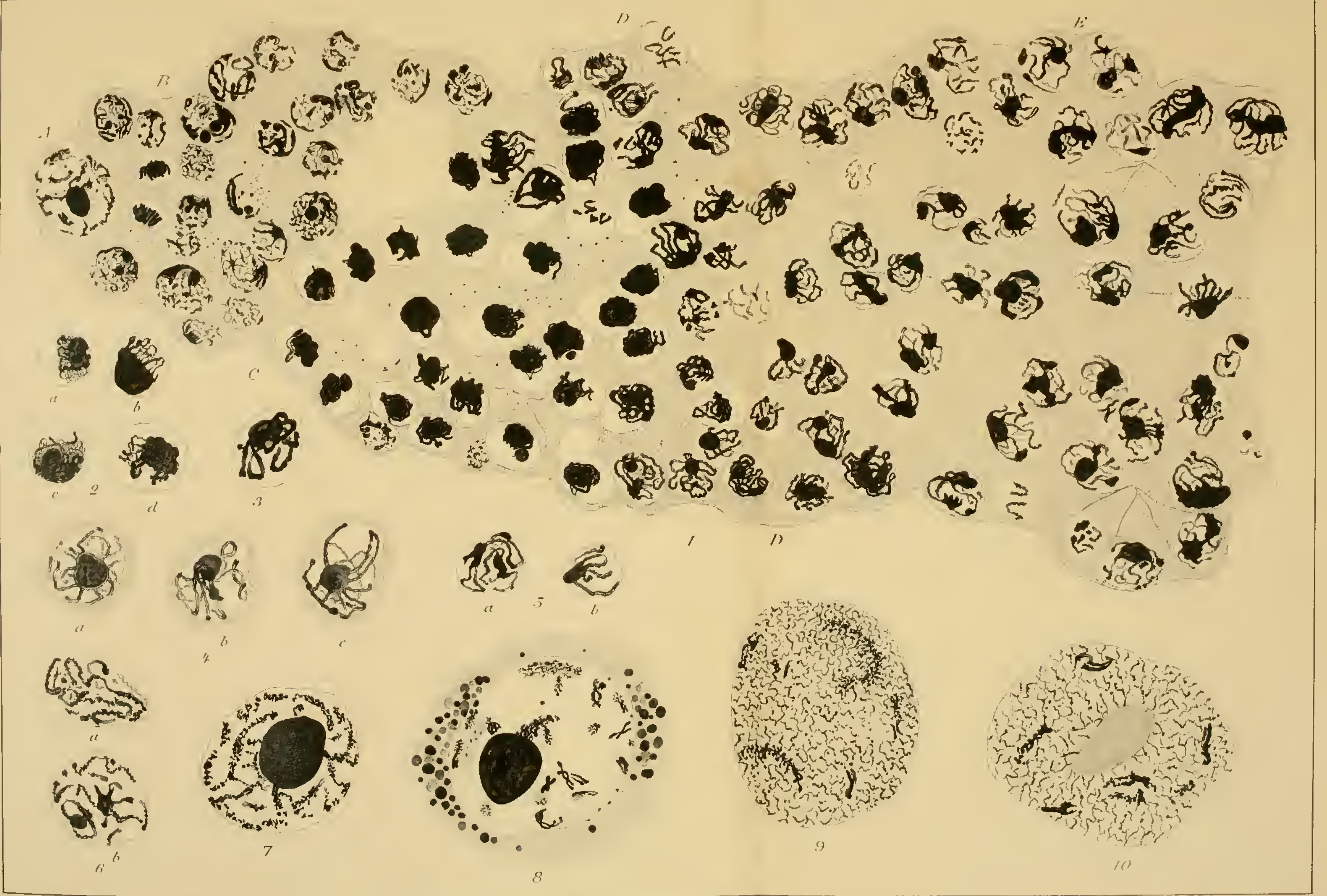


Planche II

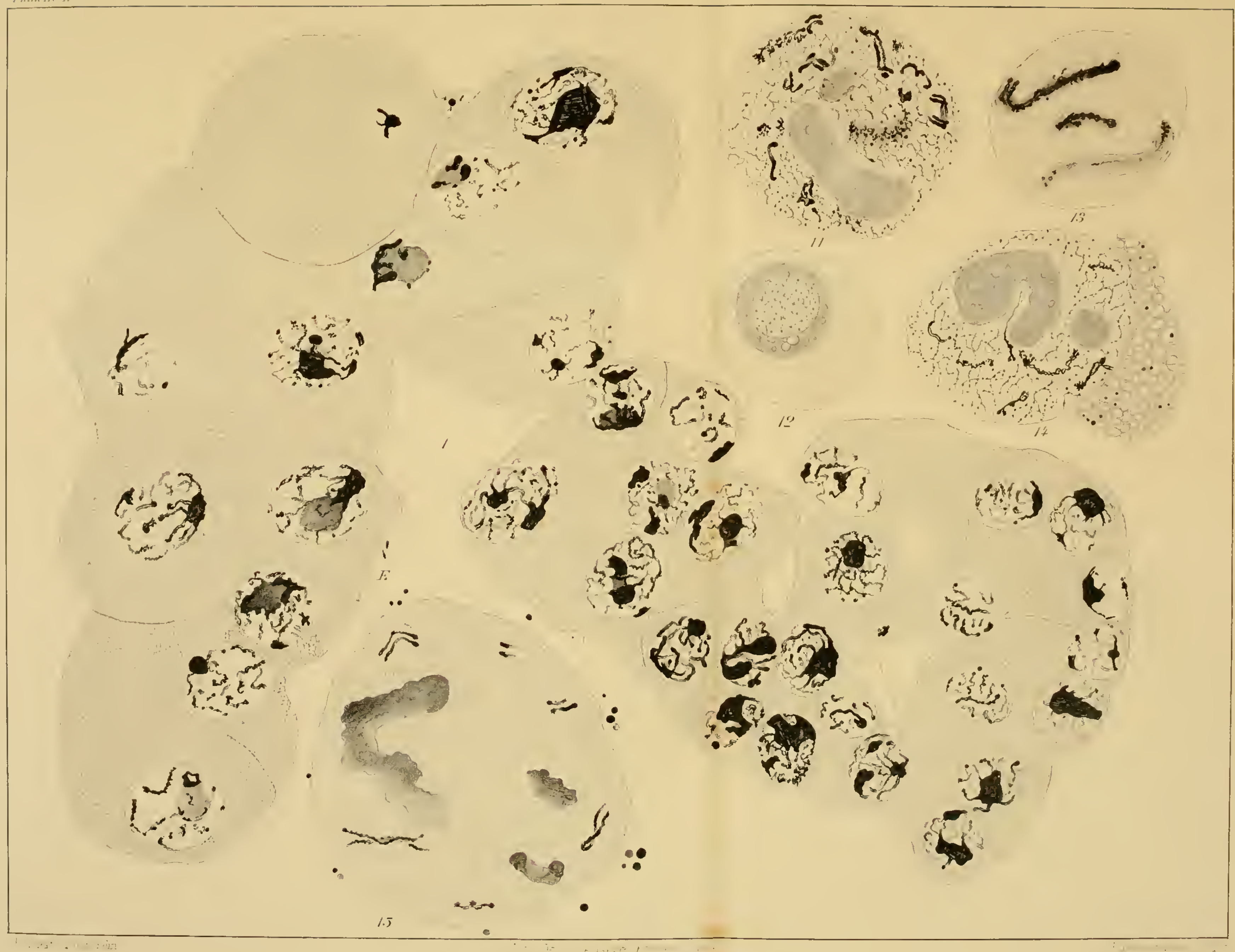
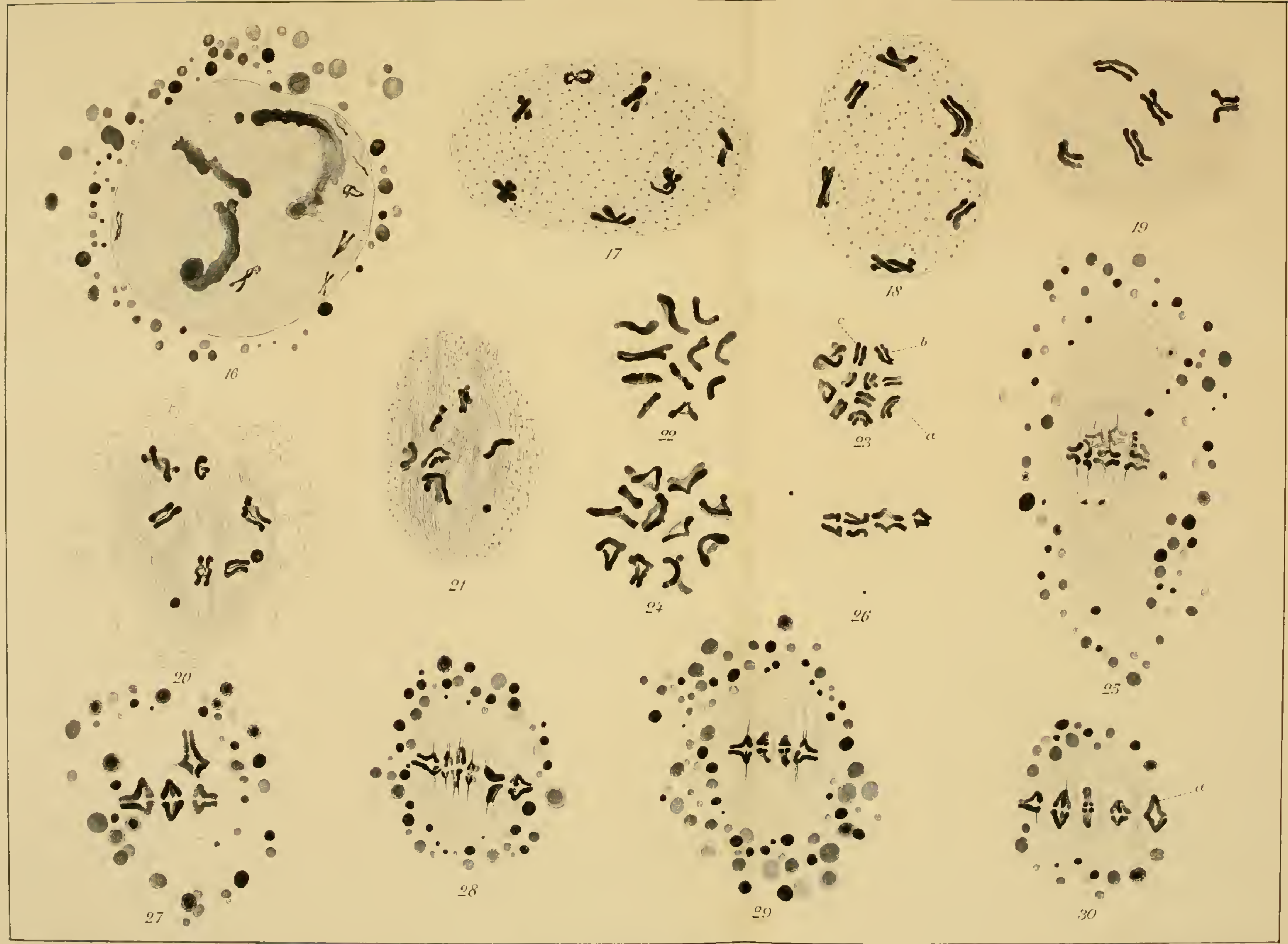
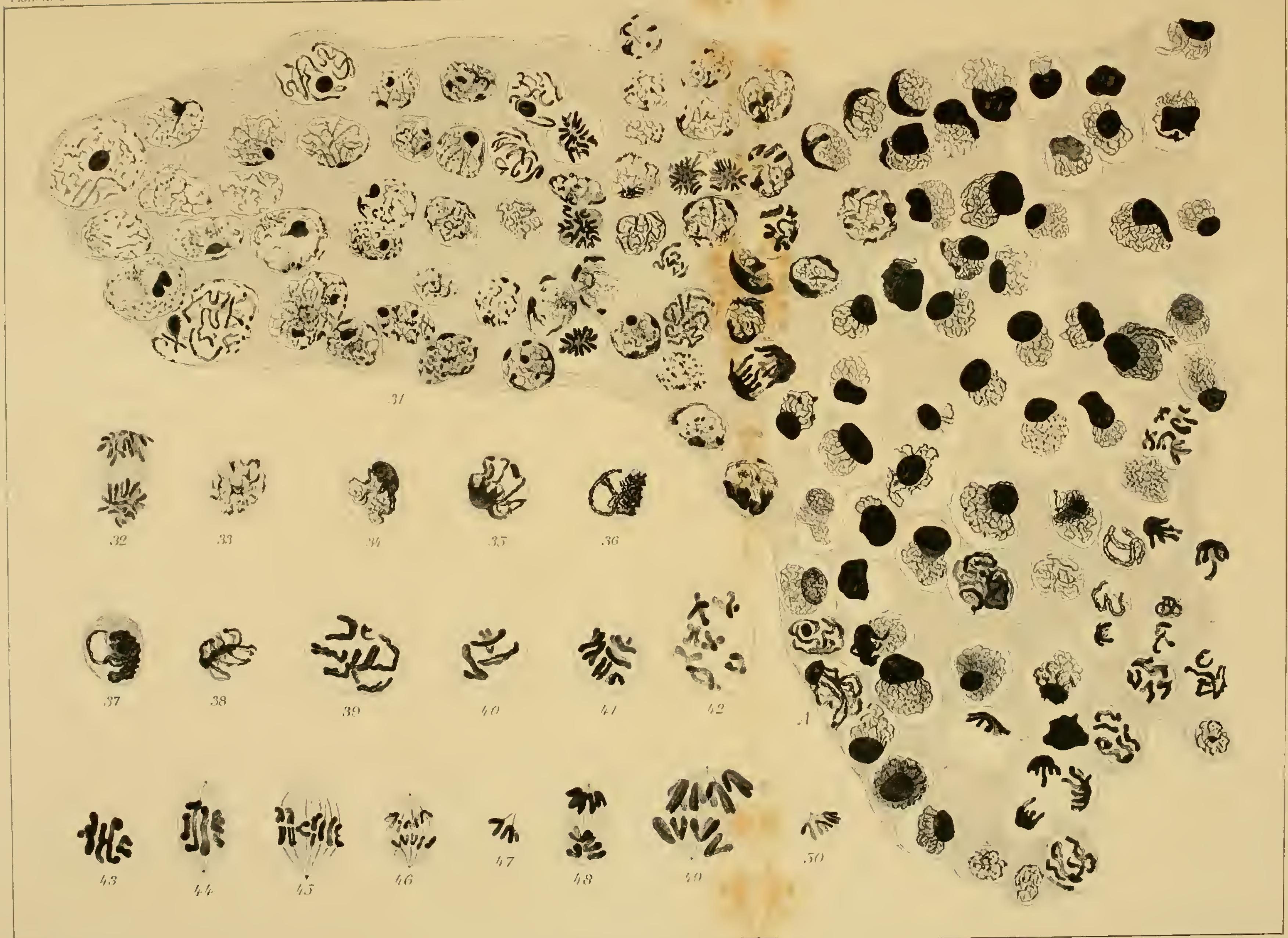


Planche III




31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
A
43
44
45
46
47
48
49
50

Le Fuseau hétérotypique

DE

PARIS QUADRIFOLIA

PAR

Jules BERGHS
Docteur en sciences
Professeur a l'École agricole de Waremme.

Institut Carnoy, Louvain. — Laboratoire du Prof. Grégoire.

(Mémoire déposé le 10 avril 1905.)

Le Fuseau hétérotypique

DE

PARIS QUADRIFOLIA

Il y a peu de microsporocytes aussi volumineux que ceux de *Paris quadrifolia*. Nous avions espéré nous en servir lors de notre étude de la réduction ; mais le noyau trop richement fourni en nucléine ne permet pas une analyse facile des phénomènes maturatifs. Seuls le protoplasme et la figure achromatique s'y dessinent avec une netteté admirable. Aussi Monsieur le Professeur Grégoire nous a-t-il engagé à les étudier.

Dans cette petite note, nous décrirons simplement la formation du fuseau hétérotypique de *Paris*, et, d'après les faits décrits, nous toucherons en quelques mots l'origine du fuseau et sa valeur morphologique. La littérature du fuseau hétérotypique, il est vrai, est très chargée, et nombreuses sont les variantes d'opinions des auteurs, nombreuses les sériations des stades qu'ils lui font traverser. Allen (03) en a donné un aperçu complet, auquel nous renvoyons le lecteur [1].

En terminant cette note, nous comparerons la sériation qu'offre le *Paris* avec celle qu'esquisse cet auteur comme représentant la suite des stades essentiels que parcourt, durant sa formation, le fuseau hétérotypique des spermaphytes.

(1) Allen : *The early stages of spindle-formation in the pollen-mother-cells of Larix;* Annals of Botany, v. XXVII, n° LXXI, 1903.

Formation du fuseau.

La FIG. 1 représente une cellule-mère définitive, telle que l'anthère nous l'offre au sortir de l'hiver (1). Le stade de contraction synaptique est terminé, et toute la cavité nucléaire est occupée par les nombreuses anses des segments spirématiques (2). En dehors de ce spirème et d'un nucléole assez petit, le noyau ne renferme aucune autre formation figurée de nature quelconque, tel le caryoplasme.

Le protoplasme qui entoure le noyau possède une structure uniforme, d'apparence réticulée. Il est entièrement imbibé du liquide cellulaire, et ses mailles sont de largeur égale, tant aux environs du noyau que près de la membrane de la cellule. Les trabécules qui circonscrivent les mailles ne montrent aucune distribution spéciale autour du noyau : elles sont dépourvues de toute orientation radiale ou concentrique par rapport à ce dernier.

L'observation directe ne permet pas de trancher avec une certitude absolue, si la structure est purement réticulée, c'est-à-dire si les trabécules sont toutes filamenteuses, ou bien si quelques alvéoles sont incorporées dans le réseau. Nous croyons toutefois que la structure du protoplasme de *Paris* est purement réticulée dans toute son étendue. En effet, les mailles apparaissent partout avec des contours non pas sphériques mais polyédriques; de plus, lorsqu'on manie la vis micrométrique, les fibres limitantes disparaissent rapidement et les aspects réticulés varient incessamment.

Le réseau est dépourvu de granulations saillantes. Les microsomes, très petits, qu'on observe distribués partout à la surface du réseau, ne sont que des points nodaux.

Une mince membrane délimite le noyau d'avec le réseau, une simple couche limitante entre les deux liquides, nucléaire et cellulaire, dans laquelle les filaments cytoplasmiques viennent se terminer en se tassant légèrement.

---

(1) Nos objets ont été fixés sur place à l'aide des fixateurs de HERMANN, FLEMMING et BOUIN. La coloration par l'hématoxyline ferrique de HEIDENHAIN a été constamment appliquée, soit seule, soit combinée à un colorant protoplasmique.

(2) La chromatine de *Paris* parait être très visqueuse, — à tous les stades de son évolution elle se montre telle, — et ses tronçons sont étirés, variqueux Aussi les différents aspects qu'y offrent les phénomènes du clivage longitudinal et de l'épaississement ultérieur diffèrent-ils notablement en clarté de ceux que d'autres plantes étudiées simultanément nous ont montrés.

Telle est encore la structure du microsporocyte, plus tard, quand les chromosomes s'achèvent et que le raccourcissement a déjà notablement épaissi leurs moitiés-filles, FIG. 2. Les segments chromatiques paraissent encore aussi « gluants », et ils manifestent une tendance à s'amasser au centre du noyau. De place en place, on observe dans la cavité nucléaire une traînée plus mince, colorable comme la nucléine, unissant les tronçons chromatiques entre eux ou à la membrane du noyau, — ou bien on observe l'étirement d'un bout de chromosome en pointe très longue, — comme si les corps chromosomiques visqueux, après avoir été accolés les uns aux autres ou attachés à la membrane, s'écartaient maintenant, restant unis au point de contact par un pont fait de leur substance étirée.

Des changements plus considérables en même temps que de nouveaux phénomènes s'observent quand les chromosomes ont presque acquis leur forme définitive, FIG. 3. L'aspect qui caractérisait le microsporocyte jusqu'à ce moment s'est pour ainsi dire brouillé. A première vue, le protoplasme ne se montre plus le même près de la membrane du noyau et près de celle de la cellule. La lumière de ses mailles est plus étroite et plus allongée aux environs du noyau, et en même temps les trabécules semblent s'orienter concentriquement par rapport à ce dernier. Cette apparence s'observe sur une zone assez large autour du noyau, mais n'existe pas aux bords de la cellule. Les mailles périphériques sont nettement visibles, et sans orientation concentrique. Les trabécules y paraissent moins tendues et plus onduleuses.

La transition entre ces deux zones de protoplasme n'est pas brusque : elles passent graduellement l'une dans l'autre. Partant de la membrane cellulaire, de la région où le protoplasme affecte une structure réticulée régulière, on voit, en allant vers la vacuole nucléaire, les mailles s'orienter graduellement en direction parallèle au noyau et en même temps s'aplatir. Dans le voisinage direct du noyau, elles sont très plates et allongées, et le noyau apparaît entouré d'un feutrage assez dense. Ce feutrage garde encore toutefois la structure réticulée. Nous ne sommes encore en présence que d'un *réseau étiré*.

A l'intérieur du noyau, la tension augmente en ce moment : les chromosomes se ramassent de plus en plus au centre. En même temps, les traînées d'apparence chromatique se multiplient, allant d'un chromosome à l'autre, ou d'un chromosome à la membrane nucléaire. Celle-ci, très gonflée, paraît prête à céder en certains de ses points.

Au stade que représente la FIG. 4, tous les chromosomes se sont ramassés au centre du noyau. La membrane nucléaire a cédé et le feutrage qui lui était adhérent envahit la cavité. En ce moment, on observe la structure nettement filamenteuse du feutrage. Beaucoup de ses filaments, il est vrai, sont encore ramifiés, mais l'aspect d'un réseau étiré tout autour du noyau, décrit à la FIG. 3, s'est perdu. La zone protoplasmique tapissant la membrane cellulaire reste réticulée; mais les mailles paraissent s'élargir et deviennent plus irrégulières, passant graduellement dans la zone feutrée.

Cependant l'invasion du noyau par les filaments concentriques ne se fait pas par la marche en avant régulière et égale en tous points de ceux-ci.

C'est plutôt un rabattement à partir de certains centres et, en tous ces centres, il n'est pas également rapide. Des uns, les fibres divergent vers le noyau en faisceaux pointus, des autres, en dômes à peine saillants, FIG. 4. Cette disposition est surtout marquée, quand presque toute la cavité nucléaire est couverte du treillis filamenteux, FIG. 5.

Les traînées irrégulières trouvées dans le noyau lors de la première orientation du protoplasme, FIG. 3, disparaissent graduellement sous le couvert des fibres envahissantes, FIG. 4 et 5, sans montrer ce qu'elles deviennent. De même, le nucléole a disparu. Sans doute s'est-il évanoui lors de la disparition de la membrane nucléaire.

En ce moment, nous sommes ainsi en présence d'une formation filamenteuse produite tout autour du noyau et dont les fibres s'affaissent maintenant sur ce dernier à partir de différents centres. Cette formation est le fuseau jeune, et les centres de rabattement sont les pôles multiples de l'ébauche fusoriale. Il faut suivre son achèvement et le passage à la bipolarité.

Le rabattement des fibres fusoriales sur l'amas chromosomique s'achève brusquement, et simultanément la cellule et le fuseau s'allongent. La forme définitive du fuseau s'accuse déjà : il devient nettement bipolaire. Des pôles secondaires indiqués plus haut, peu de restes s'observent encore, si ce n'est une ondulation, vers le dehors, des fibres fusoriales à leur niveau. Mais l'extension du fuseau n'est pas encore complète : elle se parfait par le redressement progressif de ces ondulations, FIG. 7 et 8, aboutissant à la formation de deux cônes aigus.

Le protoplasme réticulé extérieur, avec lequel le fuseau était en continuité dès les premiers instants de sa genèse, — il en est encore ainsi maintenant, — se ressent dans sa structure de l'affaissement de la zone feutrée. Ses mailles s'élargissent et se défont partiellement sous la traction centri-

pète : elles se distendent, FIG. 4 et 5, et plus tard, lorsque le fuseau s'allonge et pousse ses pôles jusque contre la membrane cellulaire, elles se distribuent le long de ses côtés, en demeurant rattachées aux filaments fusoriaux, FIG. 6, 7 et suivantes. Aussi le fuseau et la zone réticulée ne constituent-ils qu'un même tout, en deux portions distinctes, passant graduellement l'une dans l'autre et en parfaite continuité.

Le fuseau se tasse davantage et la portion réticulée s'éclaircit encore, FIG. 7 et 8. En même temps, le chaos des chromosomes se défait : ceux-ci se mettent en contact d'insertion avec le fuseau, FIG. 7 et 8, et vont ensuite occuper sa région équatoriale, FIG. 12.

Le fuseau, entièrement achevé, est tendu d'une extrémité à l'autre de la cellule microsporocytaire. La plupart de ses fibres vont d'un pôle à l'autre : certaines d'entre elles paraissent s'arrêter aux chromosomes, FIG. 10, 11, 12. Il ne nous a pas été donné de voir les faisceaux de fibres que beaucoup d'auteurs représentent comme saisissant pour ainsi dire les chromosomes.

Nous insistons sur ce fait que toujours le fuseau reste en parfaite continuité avec le protoplasme encore réticulé. Il n'est nullement une formation spéciale isolée dans une masse granuleuse ou filamenteuse indépendante. On l'observe aisément sur des coupes tangentielles, diversement dirigées, du microsporocyte à ce stade, FIG. 9, 10, 11, 12, 13, 14. Nous insistons tout spécialement sur ces figures, extrêmement démonstratives.

Les pôles fusoriaux ne se terminent pas nécessairement à la membrane limitante du protoplasme. Tel est bien le cas général, mais souvent aussi ils ne font que l'approcher, FIG. 7 et 11.

Durant l'anaphase, quand les chromosomes-filles se rapprochent des pôles et ont subi déjà la division longitudinale anaphasique, un curieux phénomène s'observe dans le fuseau, FIG. 15. Les deux pôles sont encore marqués, ainsi que les fibres qui en divergent vers les couronnes des bâtonnets-filles, — bien que moins clairement qu'au stade du monaster ; — mais entre les deux couronnes polaires, la portion du fuseau dégagée par l'écartement des chromosomes ne montre plus l'orientation longitudinale de ses fibres. Elle prend plutôt un aspect réticulé en tout semblable à celui qui appartient à la zone protoplasmique qui entoure le fuseau à tous les moments de son développement. Certes, en maniant la vis micrométrique, on observe encore dans ce réseau des orientations de fibres vers les deux pôles. Mais elles sont rares et ne reconstituent nullement l'apparence du fuseau ordinaire.

Nous avons dit plus haut que, lors de l'insertion des chromosomes au

fuseau et de la constitution de la couronne équatoriale, FIG. 6, 7, 8, 10, 12, une partie des fibres fusoriales paraissait se terminer aux chromosomes, et une autre s'étendre entre les deux pôles (Centralspindel, Zug- et Stützfasern). Ce n'est pourtant aucunement le fonctionnement spécial de ces deux sortes de fibres fusoriales qui cause l'aspect noté à la FIG. 15. D'après les auteurs, les fibres d'insertion se contracteraient, ramèneraient ainsi les chromosomes aux pôles et, durant le voyage anaphasique, le centre du fuseau s'appauvrirait en fibres, tandis que les cônes polaires s'accentueraient davantage. Nous ne croyons pas que dans le *Paris* ce soit là le mécanisme de l'action fusoriale, ni que ce soit là l'origine de l'apparente désorganisation du fuseau. En effet, les cônes terminaux du fuseau de cette plante ne s'accentuent nullement durant l'anaphase. De plus, au tassement polaire nous verrons le fuseau reparaître brusquement, aussi fourni qu'avant l'anaphase, FIG. 16, 17.

C'est à d'autres phénomènes que cette « désorganisation » du fuseau, lors de l'anaphase, est due. Le fuseau, nous le savons, est toujours en continuité parfaite avec le réseau périphérique ; ou mieux, il n'est que la partie centrale du réseau général spécialement ordonné. Lors de l'achèvement du fuseau par le rabattement rapide de ses fibres, nous avons signalé son allongement en même temps que celui de toute la cellule, et l'orientation correspondante du réseau non utilisé dans le fuseau. Cet allongement lui donne sa forme définitive, celle d'un ensemble de fibres tendues entre les deux pôles, et efface les cônes accessoires en étirant leurs filaments constitutifs.

Au stade où nous sommes maintenant, les chromosomes-filles, disposés en couronnes larges, s'avancent vers les pôles de division, FIG. 15. Arrivés près de ceux-ci, ils ne se sont pas encore rapprochés les uns des autres, et les couronnes-filles sont aussi larges qu'était la couronne équatoriale. Aussi la cellule apparaît maintenant plus ronde et moins effilée qu'aux stades précédents de fuseau entièrement achevé. En s'arrondissant, la cellule raccourcit son axe, en même temps que celui du fuseau, et les fibres fusoriales tendues au début par l'allongement de la cellule se détendent maintenant. Cette détente des fibres se fait sentir principalement dans le centre de la cellule dégagé par l'écartement des couronnes anaphasiques, et les filaments fusoriaux à ce niveau, en se recourbant, produisent l'aspect réticulé toujours caractéristique de ce stade.

Cette désorganisation partielle du fuseau n'est d'ailleurs que temporaire. Lors du tassement polaire, le fuseau reparaît brusquement, aussi net

et aussi complet qu'au stade de la couronne équatoriale. Seulement, ses cônes polaires se sont élargis et le grumeau des chromosomes intimement ramassés occupe leurs sommets. Les bâtonnets sont montés jusque tout contre la membrane cellulaire; ils tendent à dépasser le niveau du sommet du fuseau. En même temps, la cellule s'est allongée de nouveau et sa longueur dépasse de beaucoup sa largeur, FIG. **16** et **17**. C'est à la poussée des bâtonnets vers l'endroit de reconstitution du noyau qu'est due la réapparition brusque du fuseau. En effet, la cellule en s'allongeant tend de nouveau ses fibrilles protoplasmiques et détruit l'arrangement en réseau qui tendait à s'établir entre les deux pôles, par suite du relâchement précédent.

Les noyaux-filles vont se reconstituer maintenant. Le fuseau se défait et le protoplasme redevient homogène.

Le liquide nucléaire se dépose entre les chromosomes et les sépare. Il se forme ainsi la vacuole nucléaire (1), se distendant dans le protoplasme qui l'entoure de toutes parts, FIG. **19**.

Aucun peloton-fille continu n'est reconstitué; les bouts libres des chromosomes se terminent n'importe où dans la cavité nucléaire.

Lors du tassement polaire, l'équateur du fuseau semble se boursoufler; les filaments, à ce niveau, se soulèvent vers l'extérieur, FIG. **16**.

Plus tard, FIG. **19** et **18**, une ligne blanche se projetant exactement sur l'équateur sépare les deux cellules-filles. Est-ce une réelle séparation, une fente, ou est-ce une formation cellulosique entièrement réfringente? L'observation ne permet pas de trancher.

Toujours est-il que les fibres protoplasmiques y aboutissent et s'arrêtent à ses bords. Elle n'a pas été précédée par la formation d'une plaque cellulaire, telle que les auteurs la décrivent, c'est-à-dire une différentiation ou un amas de substance, sur les fibres fusoriales, coupant le milieu du fuseau d'un trait colorable (2).

Le protoplasme reprend maintenant la structure réticulée et l'orientation fusoriale se détruit, FIG. **19** et **18**. Comme le dit BLACKMAN (3), « the

(1) Cfr. GRÉGOIRE et WYGAERTS : *La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques. I. Racines, etc.*; La Cellule, t. XXI, 1r fasc., 1903. — MARTINS MANO : *Nucléole et chromosomes dans le méristème radiculaire de Solanum tuberosum et de Phaseolus vulgaris;* La Cellule, t. XXII, 1r fasc., 1904.

(2) Récemment SYPKENS a observé et décrit le même fait : *On the nuclear division of Fritillaria imperialis*, presented by Prof. MOLL, Kon Akad. d. Wetensch. te Amsterdam, 25 Januari 1905.

(3) BLACKMAN : *On the cytological features of fertilization and related phenomena in Pinus sylvestris;* Phil. Trans. of R. Soc. of London, series B, v. 190.

spindle simply fades away in the general cytoplasm «. Le fuseau redevient réseau. La poussée de la vacuole nucléaire se dilatant lors de la reconstitution télophasique, ainsi que l'arrondissement de la cellule-mère cloisonnée en deux cellules-filles, en sont la cause. Cette poussée fait cesser la tension des filaments entre le noyau et la lamelle séparatrice des cellules-filles, et les force à se recourber, détruisant ainsi l'arrangement parallèle. Ce n'est que sur les côtés du fuseau, là où les fibres sont tendues obliquement, que l'arrangement fusorial peut subsister un certain temps encore, FIG. 18.

Origine du fuseau.
Sa valeur morphologique.

D'après les observations que nous venons d'exposer, le fuseau de *Paris* est *purement cytoplasmique*.

En effet, le noyau ne concourt à sa formation par aucune de ses parties. A tout moment de son existence, le noyau hétérotypique de *Paris* est dépourvu de vrai caryoplasme, c'est-à-dire d'un réseau achromatique distinct de l'élément nucléinien. Nous avons observé à certains stades, dans la cavité nucléaire, des trainées d'apparence achromatique, FIG. 2 et 3; mais quelle que soit leur origine, on ne constate pas leur participation à la formation du fuseau. Elles disparaissent sans laisser de traces, ou, si elles entrent dans la composition du fuseau, elles n'y jouent qu'un rôle très effacé, à en juger par leur quantité restreinte.

Le nucléole aussi disparaît lors du rabattement du fuseau et de la disparition de la membrane nucléaire en se dissolvant, sans doute, dans le liquide qui remplit maintenant toute la cellule. On ne peut observer si sa substance sert à l'édification du fuseau, mais il est certain que cette substance comme telle ne se dispose pas en filaments pour renforcer ceux du fuseau.

Le fuseau hétérotypique de *Paris* est donc d'origine cytoplasmique, en très grande partie du moins. De plus, *il n'est que le cytoplasme général, spécialement ordonné en vue de la division de la cellule.*

Beaucoup d'auteurs, à la suite de STRASBURGER, distinguent dans le cytoplasme deux parties, de rôle différent : le *kinoplasme* chargé de former les fibres fusoriales, et le *trophoplasme* à fonction nutri-

tive ([1]). Le premier, d'après STRASBURGER, aurait une structure *fibrillaire*, le second une structure *alvéolaire*. Mais tous les auteurs ne délimitent pas aussi exactement ces deux protoplasmes. Ainsi ALLEN (03) considère comme kinoplasme les trabécules des mailles du protoplasme, et ce qu'elles contiennent, comme trophoplasme.

Nous ne croyons pas que, d'après les faits observés durant la formation du fuseau de *Paris*, il faille distinguer deux portions dans le protoplasme, telles que STRASBURGER les conçoit. En effet, durant le repos, le cytoplasme ne possède que le réseau comme unique constituant régulièrement organisé. Ce réseau donne le fuseau en perdant sa structure réticulée et en s'orientant spécialement sous l'influence des phénomènes dont le noyau et la cellule sont le siège. Il ne sert pas entièrement à former le fuseau : la zone périphérique n'est jamais atteinte par les modifications fusoriales ; la structure réticulée y est conservée ; mais elle reste toujours en relation directe avec celle du fuseau et passe graduellement en elle ([2]). De plus, à la fin de la division, le fuseau redevient le réseau cytoplasmique, en perdant son orientation.

Le fuseau de *Paris* n'est ainsi que le cytoplasme spécialement ordonné en vue de la division de la cellule.

Sériation des stades essentiels de la formation du fuseau.

ALLEN (03), dans son étude de la genèse du fuseau hétérotypique de *Larix*, dont il étend les conclusions à tous les spermaphytes, admet que le stade du feutrage concentrique à la membrane nucléaire est nécessaire-

([1]) Cfr. STRASBURGER (93) : *Ueber die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellgrösse*, Jena, FISCHER. — ID. (97) : *Ueber Cytoplasmastructuren, Kern- und Zelltheilung;* Jahrb. für wiss. Bot., XXX, H. 2 und 3. — ID. (00, : *Ueber Reductionstheilung...*, etc. — OSTERHOUT (97) : *Ueber Entstehung der karyokinetischen Spindel bei Equisetum;* Jahrb. für wiss. Bot., XXX, H. 2. — SMITH (00) : *The achromatic spindle in the spore-mother-cells of Osmunda regalis*; Bot. Gaz., v. XXX. Etc.

([2]) La formation du fuseau par orientation du cytoplasme général a été décrite dans le *Pellia epiphylla*. GRÉGOIRE et BERGHS : *La figure achromatique dans le Pellia epiphylla;* La Cellule, t. XXI, 1r fasc., 1904. Les stades successifs de l'orientation y sont particulièrement clairs.

Beaucoup d'auteurs ont conclu également à l'absence d'une substance spéciale formatrice du fuseau. Nous citons BLACKMAN (98) : Op. cit. — BYXBEE (00) : Proc. of the Cal. Acad. of Sc., Bot , v. II. — FERGUSON (01) : An. of Bot., v. XV, nº 58.

ment précédé par un stade d'orientation radiale des fibres, et que ce feutrage est simplement produit par affaissement de ces fibres tendues radialement. Dans le *Paris quadrifolia*, le « radial stage » n'existe pas, et le feutrage ne lui est donc pas dû.

Les multiples cônes qu'on observe peu après la disparition de la membrane nucléaire ne sont pas dus non plus chez le *Paris* à un « actual outward movement of the ends of some of the fibres of the central mass », c'est-à-dire des fibres qui se sont formées à l'intérieur du noyau. En effet, l'appareil filamenteux du noyau de *Paris* est très pauvre et le fuseau se rabat de l'extérieur sur le noyau à partir de certains centres.

Ce n'est d'ailleurs que par simple extension du fuseau que les cônes secondaires s'effacent, c'est-à-dire par étirement de leurs fibres dans le fuseau général, et non pas par leur fusion en deux cônes, les deux pôles du fuseau définitif, comme le dit ALLEN.

CONCLUSIONS.

1° Le fuseau hétérotypique de *Paris* est cytoplasmique.

2° Il n'y a pas lieu de distinguer deux constituants du cytoplasme : le kino- et le trophoplasme, du moins dans le sens rigoureux des termes, tels que STRASBURGER les a définis.

3° Le fuseau résulte simplement de l'orientation graduelle du réseau cytoplasmique général et redevient réseau, à la fin de la cinèse.

4° La sériation proposée par ALLEN (03) n'est pas rigoureuse pour tous les spermaphytes.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Nous nous sommes servi de l'objectif apochromatique 1.30 *de* Zeiss *et de l'oculaire compensateur* 12. *L'image a été agrandie par une projection de* 15 *cm. en dessous de la platine du microscope.*

PLANCHE I.

FIG. **1.** Microsporocyte pris au sortir de l'hiver.

FIG. **2.** Les chromosomes s'épaississent et se ramassent au centre du noyau.

FIG. **3** Les chromosomes ont presque atteint leur forme définitive et s'accumulent au centre. Le feutrage concentrique au noyau se forme.

FIG. **4.** La membrane du noyau s'est effacée, et le feutrage se rabat sur ce dernier à partir de différents centres

FIG **5.** Le rabattement s'achève.

FIG **6.** La cellule microsporocytaire s'allonge et le fuseau s'étire Les cônes secondaires disparaissent.

FIG. **7.** Le fuseau est achevé et les chromosomes se dégagent pour s'y insérer.

FIG. **8.** Fuseau achevé. Les chromosomes vont s'ordonner en couronne équatoriale.

PLANCHE II.

FIG **9**, **10** et **11**. Coupes tangentielles du fuseau montrant la continuité des fibres fusoriales avec les fibres protoplasmiques réticulées.

FIG. **12.** Début de la dislocation polaire.

FIG 13. Pôle de fuseau, vu d'en haut Continuité des fibres avec le protoplasme non modifié.

FIG. 14. Coupe oblique montrant la même continuité.

FIG. 15. Anaphase. Désorganisation apparente du fuseau.

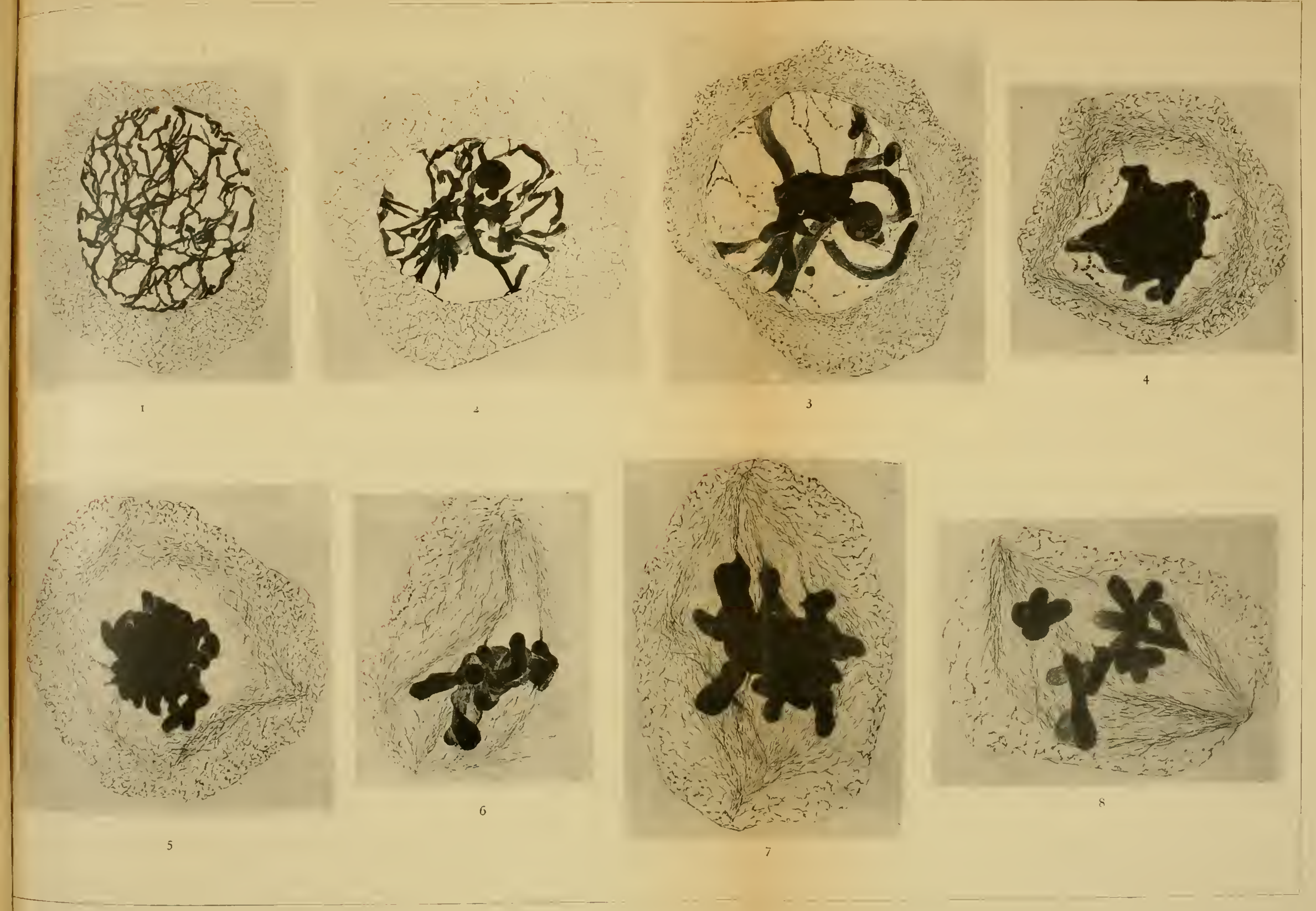
FIG. 16. Tassement polaire. Second fuseau.

FIG. 17. Tassement polaire Coupe oblique montrant la continuité des fibres protoplasmiques et fusoriales.

FIG. 18 [1]. Reconstitution télophasique. Le fuseau s'est presque entièrement réticulisé

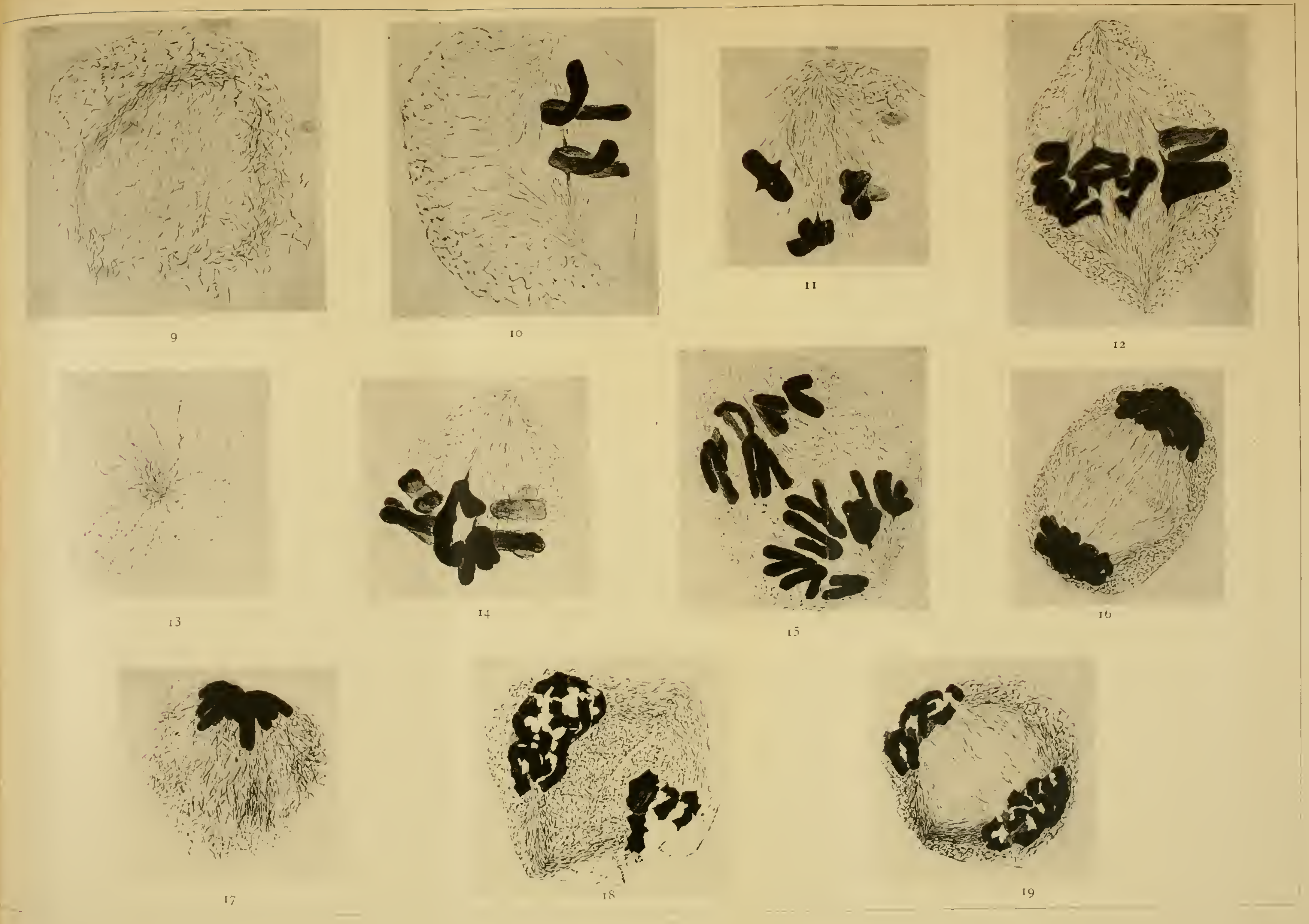
FIG. 19. Reconstitution télophasique. Début. Ligne claire coupant l'équateur du fuseau.

(1) Une distraction du photographe a fait intervertir l'ordre des FIG. 18 et 19. La FIG. 19 devrait occuper la place de la FIG. 18, d'après la sériation logique des stades.



J. Berghs, ad. nat. delin.

L. Lagaert, Photo, Bruxelles.



J. BERGHS, ad. nat. delin.

L. LAGAERT, Photo. Bruxelles.

LA CELLULE

LA CELLULE

RECUEIL
DE CYTOLOGIE ET D'HISTOLOGIE GÉNÉRALE

FONDÉ PAR
J. B. CARNOY, PROFESSEUR DE BOTANIQUE ET DE BIOLOGIE CELLULAIRE,
PUBLIÉ PAR
G. GILSON, PROFESSEUR DE ZOOLOGIE ET D'EMBRYOLOGIE,
A L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE DE LOUVAIN

TOME XXII
2d FASCICULE

Prix : 25 francs.

LIERRE
TYP. DE JOSEPH VAN IN & Cie,
Grand'place, 38.

LOUVAIN
A. UYSTPRUYST, LIBRAIRE,
rue de la Monnaie.

1905

LES RÉSULTATS ACQUIS

SUR

les Cinèses de maturation

DANS LES DEUX RÈGNES

(PREMIER MÉMOIRE.)

Revue critique de la littérature.

PAR

Victor GRÉGOIRE,

Professeur de Botanique et de Cytologie
a l'Université de Louvain.

(Déposé le 15 avril 1905.)

Les résultats acquis sur les Cinèses de maturation

DANS LES DEUX RÈGNES

INTRODUCTION.

I. *But et portée de cette étude.*

Nous nous occupons, depuis plusieurs années déjà, de la question des cinèses de maturation dans les deux règnes et de leur relation avec la réduction chromosomique. Nous avons eu, à l'Institut Carnoy, l'occasion d'observer les phénomènes de cette période dans un bon lot d'objets, tant animaux que végétaux (1). Jointe à ces observations personnelles nombreuses et éclairée de leur vive lumière, une étude attentive de la littérature, — et nous voulons dire par là une étude impartiale et minutieuse des

(1) Nous avons observé les phénomènes de la maturation dans les objets suivants : Microsporogénèse : *Lilium lancifolium*, *Lilium martagon*, *Allium fistulosum*, *Paris quadrifolia*, *Convallaria maialis*, *Narthecium ossifragum*, *Trillium grandiflorum*, *Drosera rotundifolia*, *Helleborus fœtidus*, *Equisetum limosum*, *Osmunda regalis*. — Macrosporogénèse : *Funkia ovata*, *Allium fistulosum*. — Ovogénèse animale : *Cyclops strenuus*, *Thysanozoon brocchii*, *Stylochus napolitanus*, *Scyllium canicula*, *Pristiurus melanostomus*, *Trigla hirundo*, *Gasterosteus aculeatus*, *Amphioxus lanceolatus*, *Ciona intestinalis*, *Polyceras quadrilineata*. — Spermatogénèse animale : *Cyclops strenuus*, *Homarus vulgaris*.

Nous avons étudié ces objets soit sur des préparations personnelles, soit sur des préparations de nos élèves. De plus, nous devons à l'obligeance de plusieurs de nos amis, — que nous remercions ici très vivement, — d'avoir pu observer d'autres objets encore : Spermatogénèse de *Triton* (Janssens), de plusieurs Orthoptères (Sinety), de *Batrachoseps* (Janssens et Dumez); ovogénèse d'*Ascaris* (Lebrun), des Batraciens (Lebrun), d'*Aplysia* (Janssens et Elrington).

documents fournis par les figures des auteurs, — nous a convaincu que l'on peut, sans difficulté, sortir du chaos où semblent se débattre maintenant les différentes interprétations, et arriver, sur cette question, à l'unité tant désirée.

La conclusion à laquelle nous a conduit notre étude est la suivante. Dans un *bon nombre d'objets*, le processus des cinèses de maturation répond certainement à un seul et même schéma : le schéma que nous appellerons plus tard *hétérohoméotypique*. En ce qui concerne les autres objets, — si l'on ne tient compte que de ceux dont l'étude n'est pas à abandonner complétement ou à refaire à nouveau, — il faut dire que d'abord ils n'apportent aucune preuve contre le schéma établi pour le premier groupe, et que même on trouve chez eux des indices très nets de ce schéma.

Ce que nous voudrions faire ici, c'est exposer cette *étude critique* de la littérature à laquelle nous nous sommes livré. Notre but n'est donc pas simplement de résumer les nombreux travaux parus, d'en juxtaposer les conclusions et d'énumérer les auteurs qui sont favorables à une opinion et ceux qui en patronnent une autre. » *Auctores non numerandi sed ponderandi.* « Ce que nous voulons faire, c'est dégager la valeur des observations d'*après les documents publiés.* Inutile d'ailleurs d'ajouter que nous ne jugeons pas les auteurs, mais que nous apprécions les faits.

Il nous faut indiquer avec plus de précision le *genre d'unité* auquel nous pensons pouvoir arriver. On classe assez souvent les opinions d'après l'interprétation *totale* qu'elles appuient, suivant que les auteurs admettent ou rejettent une division réductionnelle, ou bien selon que cette division serait localisée à la première ou à la seconde cinèse. Ce procédé conduit malheureusement à classer sous une même rubrique des auteurs qui, tout en aboutissant à un même résultat final, n'en expliquent pas moins de façons toutes différentes et *parfaitement contradictoires* des phénomènes et des apparences *absolument identiques* et réclamant à toute évidence une interprétation commune.

Une unité qui serait établie sur de semblables rapprochements d'auteurs nous semble vouée à un effondrement rapide. C'est une unité beaucoup plus profonde que nous pensons pouvoir légitimement admettre à la suite de notre étude.

Nous pensons que l'unité existe entre tous les objets au point de vue du *processus lui-même* des cinèses de maturation, au point de vue du *mécanisme* qui amène certains effets importants et du *stade* où ceux-ci se pro-

duisent. Les variations qui peuvent se présenter d'un objet à l'autre ne constituent que des *modalités accessoires* d'un *même processus essentiellement identique*. — Cette idée ressortira mieux dans la suite.

Il va sans dire que nous ne prétendons pas établir définitivement toutes nos conclusions. Nous prions le lecteur de ne voir dans cet essai qu'une tentative loyale et sincère d'arriver à cette unité que tout le monde désire, mais dont plusieurs déjà semblent avoir fait leur deuil(¹). Et au cas où nous nous serions trompé, nous nous trouverions très heureux et amplement récompensé de notre long et dur labeur, si, pour combler les lacunes ou écarter les incertitudes que nous signalerons, on exposait avec plus de détails ou même on reprenait à nouveau les observations litigieuses. Nous aurions ainsi atteint le but de notre travail.

II. *Plan de cette étude.*

Ainsi que nous l'avons dit dans une note récente (04), il est utile, au point de vue de la discussion, de subdiviser en deux grandes périodes la longue étape des phénomènes de maturation, c'est-à-dire cette étape qui, à partir du repos de la dernière cinèse goniale, s'étend jusqu'à la reconstitution des quatre cellules de la tétrade : *une première période*, comprenant tous les phénomènes qui aboutissent à édifier, aux dépens du réseau nucléaire quiescént, les chromosomes I définitifs, constitués régulièrement, comme nous le verrons, de deux branches plus ou moins parallèles; une *seconde période*, embrassant les deux cinèses proprement dites, c'est-à-dire tous les phénomènes qui débutent par la mise au fuseau des chromosomes définitifs I.

Nous diviserons notre travail en *deux parties* correspondant à ces deux périodes et nous *commencerons par l'étude de la seconde période*, qui fera l'objet de ce premier mémoire.

Cette façon de faire soulèvera peut-être l'objection suivante : à établir ainsi la comparaison entre tous les auteurs au sujet d'une période *isolée de l'autre*, on risque de *ne pas saisir la portée* réelle des faits. Il se pourrait en effet que, dans deux objets différents, un même phénomène, important pour les cinèses de maturation, soit situé à deux stades différents; par con-

(¹) Peut-être trouvera-t-on fort légère cette appréciation de Henneguy (04) sur les cinèses de maturation : « On a attaché à la manière dont se fait la réduction numérique des chromosomes une importance beaucoup trop grande, et le fait seul de cette réduction est à retenir » (page 656)!!!

séquent, la comparaison ne pourrait s'établir entre ces objets qu'en considérant toute l'étendue de la maturation.

L'objection serait capitale si l'on s'engageait *a priori* dans la voie que nous voulons suivre. Mais ce n'est pas a priori que nous nous sommes décidé à diviser ainsi notre étude. C'est parce que, de fait et *a posteriori*, nous avons *constaté* que l'unité *peut et doit* se faire, en ce qui concerne les *deux périodes*, non seulement au point de vue de l'*effet final*, mais aussi au point de vue de *tout le mécanisme* (voir p. 222); c'est pour cela, disons-nous, que nous avons, en vue d'une plus grande clarté, choisi cette division de notre travail d'après les deux périodes.

Nous dirons même plus, — et ceux-là nous comprendront qui ont suivi de près l'orientation où s'engage depuis quelque temps l'étude des cinèses de maturation, — nous dirons que, dans une étude comparative, il est *nécessaire*, pour la discussion, de séparer la deuxième période de la première; et cela parce qu'on ne peut pas, dans l'état actuel de la question, tenir compte de la plupart des interprétations qui ont été données au sujet de la valeur des deux branches constitutives de chaque chromosome définitif I. C'est qu'en effet la première période n'a été étudiée que fort incomplétement dans le plus grand nombre des objets et, pour ne pas emmêler définitivement la question, il est nécessaire de ne considérer, dans la plupart des descriptions, que leurs données sur la deuxième période. Cela deviendra évident dans notre IIe partie.

Nous ne considèrerons donc dans cette première partie que les phénomènes des *deux cinèses proprement dites* à partir du moment où les chromosomes définitifs sont constitués. Seulement, nous appellerons ici « *forme définitive des chromosomes I* », non pas la forme qu'ils possèdent au moment précis où ils vont s'insérer au fuseau, mais celle qu'ils montrent quelque temps avant cela, quelque temps avant qu'ils aient achevé complétement leur concentration et leur homogénisation. Nous les considèrerons à partir du moment où ils sont, comme nous le verrons, constitués de deux branches plus ou moins parallèles.

Limitant ainsi l'objet de notre première partie, nous ne toucherons donc pas la question de l'*origine des branches chromosomiques I* et, par conséquent, nous n'aurons à discuter ici que deux interprétations *générales* : d'abord celle qui recourt, pour former les *chromosomes-filles II*, à une division *transversale* des chromosomes-filles I et ensuite celle qui, au contraire, admet, pour cela, une division *longitudinale* des chromosomes-filles I. La

première interprétation se rattache à ce que Korschelt et Heider (03) ont appelé le schéma *postréductionnel* et nous la désignerons ici sous ce nom. La seconde interprétation peut, au contraire, s'accorder aussi bien avec le schéma *préréductionnel* qu'avec le schéma *eumitotique* des mêmes auteurs. La décision entre ces deux types dépend, en effet, de la valeur à attribuer *aux branches* des chromosomes I. Si ces branches sont des moitiés longitudinales véritables, c'est alors le schéma eumitotique qui se vérifierait. Si elles représentent, au contraire, des chromosomes somatiques complets, c'est le schéma préréductionnel qui serait vrai. Or, cette question de la valeur des branches chromosomiques I dépend de l'étude de la première Période et, par conséquent, nous ne l'étudierons que dans notre seconde partie. Ce n'est donc que dans notre seconde partie que nous pourrons trancher entre le schéma préréductionnel et le schéma eumitotique.

Nous désignerons ici cette seconde interprétation, définie de la sorte, sous le nom de schéma *hétérohoméotypique*. Nous définirons plus tard d'une façon plus précise cette dénomination.

Nous ne suivrons pas dans notre exposé l'ordre taxonomique. Nous discuterons les observations faites sur les différents groupes dans l'ordre qui nous semblera le plus favorable pour l'étude comparée [1].

III. *Nomenclature.*

Un nom nous semble utile pour désigner l'ensemble des processus communs à la fois à la tétrasporogénèse végétale (Cryptogames et Phanérogames), à la spermatogénèse animale, et à l'ovogénèse animale : nous proposons le nom de *tétradogénèse*, destiné ainsi à désigner la série des phénomènes qui, dans les deux règnes, amènent la formation des *cellules reproductrices en tétrades*. Ce nom a l'avantage de spécifier nettement la caractéristique commune de ces différentes genèses cellulaires, et de les distinguer ainsi de toute autre formation de cellules reproductrices, telles que sont, par exemple, les anthérozoïdes des Bryophytes et des Ptéridophytes, ou la cellule-oosphère des Phanérogames, etc.

De même, nous appellerons *provisoirement* du nom de *tétradocytes* les cellules qui donnent naissance aux tétrades reproductrices (les sporo-

[1] Nous réserverons, pour un chapitre spécial, à la fin de notre travail, la discussion des données que nous possédons sur les Protozoaires et sur les végétaux qui ne forment pas de tétraspores.

cytes I, les spermatocytes I, les ovocytes I), et *dyadocytes* les deux cellules issues de la première cinèse de maturation et qui n'ont plus à se diviser qu'une fois. Nous appellerons enfin *tétradogones* les quatre cellules reproductrices de chaque tétrade [1].

Nous disons que certains de ces noms seraient provisoires. En effet, nous proposerons plus tard d'appeler *hétérocytes* les cellules tétradocytes et de dénommer *homéocytes* les cellules dyadocytes. Ces deux noms, nous le verrons, marqueraient plus nettement encore le caractère propre de ces deux sortes de cellules.

Nous devons aussi préciser le sens de quelques dénominations concernant les *stades de la cinèse*.

Nous comprendrons sous le nom de *métaphase* toute la durée de la figure équatoriale jusqu'au moment où les deux chromosomes-filles, en marche vers les pôles, ne sont plus en contact. Ce stade comprend donc le commencement de l'écartement des deux chromosomes-filles.

A partir du moment où les deux chromosomes-filles en marche vers les pôles cessent de se toucher, la figure entre en *anaphase*.

Nous donnerons le nom d'*intercinèse* à l'ensemble des phénomènes qui se passent depuis la fin de l'anaphase I, c'est-à-dire depuis le tassement des chromosomes-filles I au pôle, jusqu'au moment où les chromosomes II sont nettement reconnaissables dans les noyaux-filles. Ce stade, nous le verrons, peut présenter un développement très variable, d'après les différents objets, et c'est précisément pour établir la comparaison entre ces objets que nous avons trouvé nécessaire d'employer ce nom. Il offre l'avantage de ne rien préjuger sur la nature des phénomènes qui marquent le passage d'une cinèse à l'autre.

---

[1] Lotsy (04) a proposé récemment le nom de gonotokontes pour désigner ce que nous appelons ici tétradocytes. Nous trouvons à ce nom l'inconvénient de ne pas indiquer la caractéristique commune à toutes les « maturations » et de s'appliquer, dans les plantes, aussi bien aux cellules-mères d'anthérozoïdes qu'aux cellules-mères des tétraspores.

PREMIÈRE PARTIE.

De la métaphase I à la télophase II.

PREMIÈRE SECTION.

LA SPOROGÉNÈSE VÉGÉTALE.

Nous commençons par l'étude des végétaux : nous pensons pouvoir y établir facilement un accord parfait entre les auteurs en ce qui concerne la période que nous étudions ici.

CHAPITRE PREMIER.

La première cinèse.

§ I. Constitution des chromosomes définitifs I.

La plupart des descriptions (1) sont concordantes au sujet de la constitution des chromosomes I, peu de temps avant leur mise au fuseau. Dans presque tous les objets, on les a décrits comme formés de *deux branches continues*, parallèles ou croisées ou entrelacées et présentant souvent des formes en **V**, en **X**, en **Y**, FIG. **1**, **2**, **3**, **6**.



FIG. 1. Chromosomes I définitifs, *Lilium speciosum* (pollen) (GRÉGOIRE, 99).

On a cependant mentionné, dans certains végétaux, des chromosomes en *tétrades*, c'est-à-dire constitués, comme les autres, de *deux branches*, mais



FIG. 2. Chromosomes I définitifs de *Trillium grandiflorum* (pollen) (original).



FIG. 3. Chromosomes I définitifs de *Lilium martagon* (pollen) (MOTTIER, 03).

(1) Toutes, sauf quelques-unes dont nous allons parler. — Nous donnerons plus loin, dans notre synthèse générale, la classification de toutes les descriptions.

dont chacune est divisée transversalement [CALKINS (97) dans le *Pteris*, FIG. 4, OSTERHOUT (97) dans l'*Equisetum*, FIG. 5, ATKINSON (99) dans l'*Arisæma*, IKEDA (02) dans le *Tricyrtis*]. Mais ce ne sont là, nous allons le voir, que de *fausses tétrades*, des tétrades apparentes.

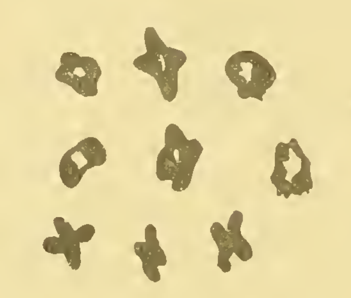


FIG. 4. Tétrades dans le *Pteris* (CALKINS, 97).



FIG. 5. Tétrades dans l'*Equisetum* (OSTERHOUT, 97).

Considérons d'abord l'*Equisetum limosum* où les groupes quaternes seraient très nets. Nous avons nous-même représenté, FIG. 6, les chromosomes de cette plante. On s'aperçoit au premier aspect que les dessins d'OSTERHOUT, FIG. 5, ont été notablement schématisés.

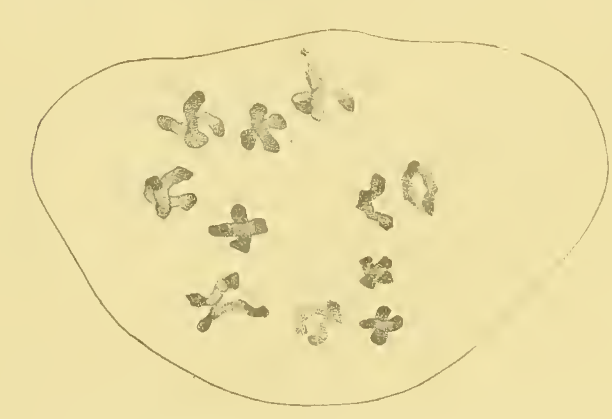


FIG. 6. Chromosomes 1 définitifs. *Equisetum limosum* (original).

On reconnaît ensuite clairement que la constitution des chromosomes définitifs de l'*Equisetum* est identique à ce qu'elle est dans les autres plantes. Ici comme partout, les chromosomes sont simplement constitués de deux branches *continues* disposées de façons fort diverses. Le plus souvent, ils ne montrent même pas l'apparence de tétrades. Parfois, l'un ou l'autre chromosome présente à première vue une certaine ressemblance avec un groupe quaterne; mais cet aspect est sans signification. Car même dans ce cas, les branches sont parfaitement continues.

L'apparence de tétrades tient à deux causes : d'une part, les chromosomes manifestent souvent une tendance à se condenser davantage en leurs

(1) Nous insistons sur cette notion de la tétrade. Car les groupes quaternes dont nous allons nier l'existence chez les végétaux sont simplement ceux qui seraient formés de deux branches, *homologues des deux branches* des autres chromosomes, mais divisées transversalement.

extrémités. Il arrive alors que ces dernières se colorent plus intensément ou même se renflent quelque peu, donnant ainsi à chaque branche, si elle est assez courte, la forme d'un biscuit. D'autre part, les deux branches du chromosome sont rarement droites; le plus souvent, elles sont courbées et affectent, lorsqu'elles sont courtes et trapues, une forme de vibrion. Il en résulte que les quatre extrémités chromosomiques, — surtout dans les chromosomes en X, — arrivent à se trouver sur un même plan, différent de celui où gisent les portions médianes. L'aspect « tétrade » apparaît ainsi nettement à certain niveau de l'installation microscopique.

Une preuve encore que telle est bien l'origine et la valeur des prétendus groupes quaternes, c'est que, même dans les objets à chromosomes très longs et ne montrant pas même l'apparence de tétrades, il arrive cependant parfois qu'on observe de petits bâtonnets ressemblant à des groupes quaternes, FIG. 2.



FIG. 7. Métaphase I d'*Equisetum limosum*. Les chromosomes ne sont certainement pas des tétrades (original).

Ajoutons enfin que, à la métaphase, FIG. 7 et 13, les chromosomes de l'*Equisetum* n'offrent absolument rien d'une apparence tétradique.

Après ces remarques au sujet de l'*Equisetum*, nous n'aurons plus à nous arrêter longtemps aux autres descriptions de groupes quaternes.

Ce que nous venons de dire s'applique, en effet, très clairement au *Pteris*, dont tous les chromosomes, même dans les figures de CALKINS, FIG. 4, montrent deux branches parfaitement continues, mais parfois un peu renflées à leurs extrémités, parfois aussi demeurées en coalescence l'une avec l'autre en certains endroits [1]. D'ailleurs, STEVENS (98), STRASBURGER (00), FARMER-MOORE (03) [2] et GREGORY (03 et 04) ont montré que les chromosomes des Fougères n'ont que l'apparence de tétrades.

L'étude de l'*Arisæma* et du *Tricyrtis* n'a pas encore été reprise, mais il n'y a pas de doute que ces objets rentreront, comme les *Equisetum* et les

(1) Nous devons ajouter que nous n'avons jamais compris que HAECKER attribuât à ces figures l'importance si grande qu'il leur accordait en 1897 et 1899.

(2) FARMER-MOORE (04) viennent de le montrer encore, par des figures d'une netteté remarquable, dans leur travail récent, paru après la rédaction de ces pages.

Fougères, dans le type général. Les figures d'ATKINSON montrent d'ailleurs, à la métaphase surtout, la continuité des branches chromosomiques; et, dans le *Tricyrtis*, IKEDA a observé lui-même les formes classiques en **V**, en **X**, en **Y**.

Ajoutons que nous aurons plusieurs fois l'occasion de rencontrer dans les objets animaux de faux groupes quaternes. C'est le cas notamment pour ces chromosomes-là mêmes auxquels on avait comparé les tétrades végétales (1).

Il n'y a donc pas de tétrades chromosomiques dans les végétaux. La constitution des chromosomes I y est partout la même : *deux branches continues, ou parallèles, ou croisées, ou divergentes, ou entrelacées* (2).

§ 2. Métaphase.

La question capitale concerne l'*insertion des chromosomes au fuseau*. Comment se disposent, *par rapport au plan équatorial*, les *deux branches* de chaque chromosome?

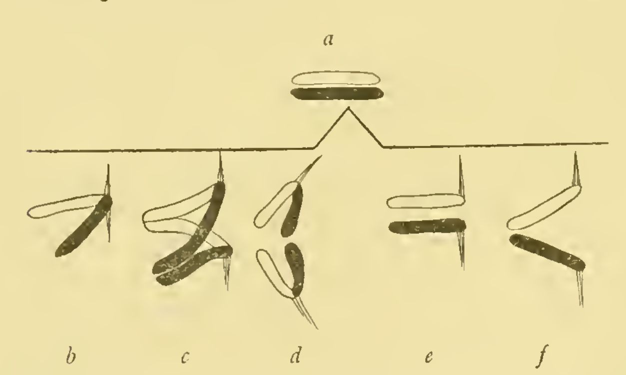


FIG. 8. Schémas de l'insertion « en juxtaposition » (*b*, *c*, *d*) et de l'insertion « en superposition » (*e*, *f*). En *a*, le « chromosome définitif ».

Les auteurs sont divisés en deux groupes.

1. Un certain nombre, — quelques-uns seulement, — ont admis ou admettent que, à la métaphase, les deux branches, FIG. 8, *a*, sont *juxtaposées dans le plan équatorial*, FIG. 8, *b*, insertion que nous désignerons à l'avenir sous le nom d'*insertion en juxtaposition*. Ainsi attaché, le chromosome total subirait — ou achèverait — une division longitudinale située elle aussi dans le plan équatorial, FIG. 8, *c*, FIG. 9, *a*, et se trouve-

(1) GUIGNARD (97) et STRASBURGER (00) ont aussi mentionné la présence de fausses tétrades dans le *Nymphœa*. — FARMER (94) avait décrit, dans le *Pallavicinia*, des groupes quaternes, mais sans préciser le mode de leur formation. Depuis lors, dans l'*Aneura pinguis*, FARMER-MOORE (04) ont observé des chromosomes typiques, sans aucune apparence de tétrades, et présentant une grande ressemblance avec ceux de l'*Equisetum*, FIG. 6.

(2) Nous toucherons plus loin la question de la présence, dans chacune de ces branches, d'une division longitudinale.

rait par là dédoublé en deux chromosomes-filles *de la même forme* que lui-même, FIG. 8, *d*, FIG. 9, *b*, *constitués comme lui de deux branches.*

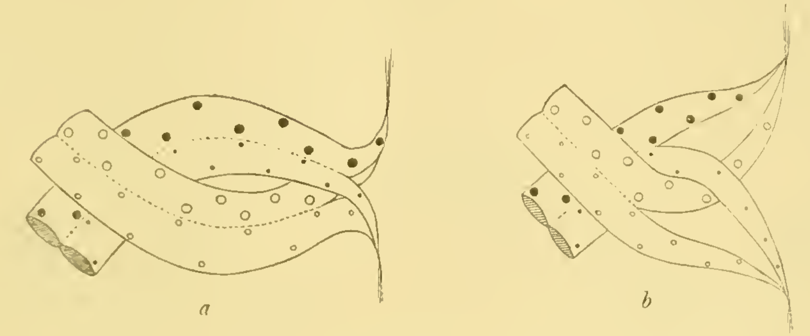


FIG. 9. Insertion « en juxtaposition ». Schéma de DIXON (01).

Cette opinion est celle de BELAJEFF (94 et 98), de DIXON (95 et 01) et de ANDREWS (01). Elle avait été soutenue aussi par MOTTIER (97_1 et 97_2), par STRASBURGER (97) et par STRASBURGER-MOTTIER (98); mais ces derniers auteurs ont, dans la suite (00, 03), délaissé cette façon de voir et se sont ralliés à l'insertion que nous allons maintenant décrire.

2. Le plus grand nombre des auteurs, — tous les botanistes autres que BELAJEFF, DIXON et ANDREWS [1], — admettent une *insertion en superposition*, c'est-à-dire une insertion telle que les deux branches se trouvent, à la métaphase, *superposées l'une à l'autre et orientées vers deux pôles différents*, FIG. 8, *e*. Ce sont ces deux branches qui se séparent l'une de l'autre à l'anaphase et *elles constituent les chromosomes-filles I*, FIG. 8, *f*.

Telles sont les deux interprétations en présence.

Nous pensons que l'on doit considérer comme définitivement établi que l'*insertion est en superposition*.



FIG. 10. Métaphase I dans le *Lilium speciosum* (pollen) (GRÉGOIRE, 99).
Insertion « en superposition ».

Il existe d'abord un très grand nombre d'objets où ce mode d'insertion est tout à fait évident. Il suffit dans ces cas de comparer les formes définitives

(1) Voir la liste dans la Synthèse Générale.

des chromosomes I avec les formes du début de la métaphase pour constater que les deux chromosomes-filles qui, à ce dernier stade, se trouvent orientés vers les deux pôles, représentent bien les deux branches prophasiques. On peut comparer, par exemple, les FIG. **1**, **2**, **3**, **6**, respectivement avec les FIG. **10**, **12**, **11**, **13**.



FIG. 11. Métaphase I dans le *Lilium Martagon* (pollen) (STRASBURGER, 00). Insertion en superposition.

D'ailleurs, les aspects mêmes de la métaphase ne s'expliquent que par cette insertion. Les chromosomes *d*, FIG. **10**; *a*, FIG. **11**; *a*, *b*, *c*, *e*, FIG. **12**; sont *absolument incompatibles* avec le schéma de DIXON, FIG. **9** et **10**.

Ajoutons enfin que plusieurs auteurs, ainsi que nous l'avons vu, après avoir admis une insertion en juxtaposition, se sont prononcés, à la suite d'un examen nouveau, pour l'insertion en superposition.

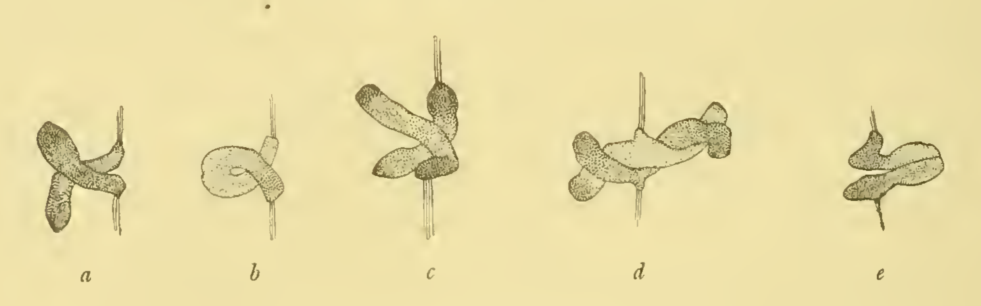


FIG. 12. Métaphase I dans le *Trillium grandiflorum* (pollen) (original). Insertion en superposition.

Parmi les objets où l'on a décrit ce dernier mode d'insertion, il est peut-être des cas où les figures des auteurs ne sont pas assez nombreuses pour l'établir définitivement. Les auteurs, en effet, n'ont pas toujours représenté le stade précis où les chromosomes *s'attachent* aux fibres fusoriales. Malgré cette lacune, les figures publiées pour les cas incomplets sont trop semblables à celles des objets voisins mieux étudiés pour ne pas appeler la même interprétation.

Quant aux descriptions de BELAJEFF, de DIXON et de ANDREWS, nous ferons les remarques suivantes. D'abord, les observations de DIXON et de BELAJEFF se rapportent à des objets *(Lilium, Iris)*, qui ont été étudiés plu-

sieurs fois depuis lors (GRÉGOIRE, STRASBURGER, MOTTIER, FARMER-MOORE), et qui ont montré des exemples typiques d'insertion superposée.

De plus, BELAJEFF ne représente pas ce stade et DIXON ne fournit aucune figure démonstrative de son schéma. Même, le chromosome *a* de sa figure 6, FIG. **14**, montre les branches d'un chromosome rattachées à deux pôles différents.

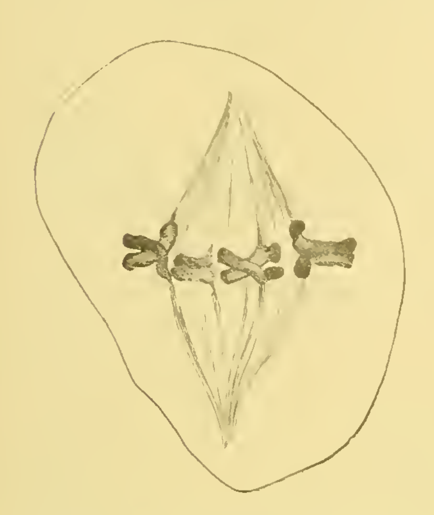


FIG. 13. Métaphase I dans l'*Equisetum limosum* (original). Insertion en superposition.

ANDREWS ne donne non plus *aucune figure* de l'insertion juxtaposée. Et il faut remarquer que MOTTIER, sous la direction de qui les recherches de ANDREWS ont été achevées, a depuis cette époque changé sa façon de voir et admis l'insertion en superposition.



a

FIG. 14. Un des chromosomes de la fig. 6 de DIXON (01).

Nous considérons donc comme absolument établi que *les deux branches constitutives de chaque chromosome définitif I* sont, dans toutes les plantes, les *chromosomes-filles de la première cinèse : elles se séparent l'une de l'autre, dans chaque chromosome, à la première figure.*

Il y a une seconde question à considérer au sujet de l'insertion des chromosomes. Elle concerne le *point* de leur longueur où ils s'attachent au fuseau. Nous dirons que l'insertion est *médiane*, lorsque les deux branches sont fixées aux filaments achromatiques en un point voisin de leur milieu, FIG. **11**, *c*; **12**, *d*; **6**; l'insertion est *terminale*, lorsqu'elles sont fixées près d'une de leurs extrémités, FIG. **10**, *a*, *c*, *d*; **11**, *a*; **12**, *a*, *b*, *c*; **6** et **13**; l'insertion est *intermédiaire*, lorsque le point d'attache est situé à peu près à mi-chemin entre le milieu du chromosome et une de ses extrémités, FIG. **10**, *b*, *e*; **11**, *b*; **12**, *e*; **6** et **13**.

§ 3. Fin de la métaphase et anaphase I. — Division longitudinale des chromosomes-filles I.

La plupart des auteurs botanistes admettent, actuellement, que, à un stade plus ou moins avancé de la métaphase ou de l'anaphase, chacun des chromosomes-filles I subit une division longitudinale. (Nous désignerons

celle-ci sous le nom de *division longitudinale anaphasique.*) [1] Ces auteurs sont : GUIGNARD (98), GRÉGOIRE (99 et 04), WIEGAND (99), STRASBURGER (95, 00 et 04), JUEL (00), KÖRNICKE (01), SCHNIEWIND-THIES (01), ERNST (02), COKER (03), MOTTIER (03 et 04), FARMER-MOORE (03 et 04), GREGORY (03 et 04), ROSENBERG (04), ALLEN (04), OVERTON (04).

Quelques auteurs, au contraire, ont décrit ou décrivent une division transversale de chacun des chromosomes-filles, durant leur voyage polaire. Ce sont : BELAJEFF (94 et 98), ISHIKAWA (97 et 01), ATKINSON (99), ANDREWS (01).

D'autres, enfin, ne mentionnent, durant cette étape, aucun phénomène spécial : SARGANT (96 et 97), DIXON (95 et 01), SCHAFFNER (97 et 01) [2].

1. Nous nous arrèterons d'abord aux travaux du premier groupe, et nous verrons que l'interprétation de ces auteurs est *tout à fait démontrée*, en notant toutefois, ainsi que nous l'avons déjà dit, que la „ *division longitudinale anaphasique* „ peut apparaître plus ou moins tôt, parfois dès la fin de la métaphase, parfois seulement à l'anaphase.

Dans un bon nombre d'objets, on constate deux ordres de faits : *d'abord*, les chromosomes, à la métaphase, montrent, dans la même plante et dans la même figure, plusieurs des types d'insertion que nous venons de distinguer, p. 235, FIG. **6**, **10**, **11**, **12**, **13** : insertion médiane, terminale, intermédiaire; parfois même, les trois types sont réunis dans la même couronne équatoriale. *D'autre part*, les figures de la fin de la métaphase et les figures anaphasiques présentent aussi, dans la même plante et dans la même cinèse, deux ou trois types différents de chromosomes : les uns ont la forme de „ V *simples* „, parfois fendus à leur angle, FIG. **15**, *a*; **16**, *a*; **18**, **19**, **21**, **22**; d'autres offrent l'aspect



FIG. 15. *Lilium speciosum* (pollen). Division longitudinale anaphasique. *a*, V simples; *b*, V caudés; *c*, V doubles. (GRÉGOIRE, 99.)

[1] On comprendra aisément pourquoi nous ne la désignons pas sous le nom de *seconde division longitudinale*. Cette dernière dénomination suppose, en effet, que l'on considère les chromosomes-filles I comme les moitiés d'une *première division longitudinale* Or, nous ne préjugeons rien, dans cette première partie, touchant la valeur des chromosomes-filles I, nous espérons même montrer, dans notre seconde partie, que les chromosomes-filles I ne sont pas des moitiés longitudinales véritables.

[2] Nous ne nous arrêtons pas aux travaux, — trop incomplets pour la question actuelle, — de FARMER (95), de DAVIS (99), de MÜRBECK (02), de WILLIAMS (04), de STEVENS (99). La description de DUGGAR (00) est aussi assez indécise. — Nous devons faire remarquer aussi que nous n'avons pas entre les mains le travail de SCHAFFNER sur le *Lilium philadelphicum* (97).

de V dédoublés, de « V *doubles* », FIG. **15**, *c*; **16**, *c*; **17**, *b* et *c*; **18**, **20**, **21**, **23**; d'autres, enfin, ont une forme intermédiaire entre les deux précédentes : ils sont, en général, constitués d'un V se prolongeant, à son angle, soit en une petite branche indivise, soit même en un petit V, cette petite branche ou ce petit V étant rabattus vers l'équateur; ce sont des « V *caudés* », FIG. **15**, *b*; **16**, *b*; **17**, *a*; **18**, **19**, **21**, **22**.



FIG 16. *Trillium grandiflorum* (pollen). Division longitudinale anaphasique. *a*, V simples; *b*, V caudés; *c*, V doubles (original).

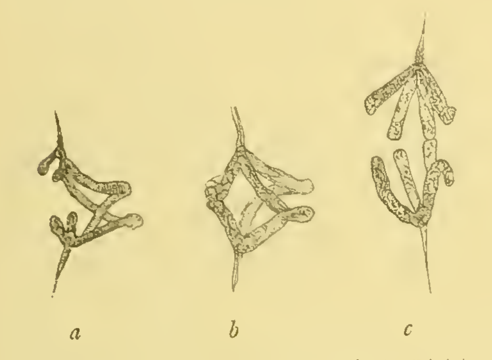


FIG. 17. *Lilium Martagon* (pollen). Division longitudinale anaphasique. *a*, V caudés; *b* et *c*, V doubles. (STRASBURGER, 00.)

En présence de ces deux faits, — insertions diverses et formes anaphasiques différentes, — une seule interprétation est possible : il est évident que *les chromosomes-filles I ont subi une division longitudinale.*

En effet, *sans l'intervention d'une telle division*, les chromosomes-filles à insertion terminale auraient pris, à l'anaphase, la forme d'un bâtonnet droit; les chromosomes-filles à insertion médiane auraient présenté l'aspect d'un V; ceux à insertion intermédiaire, la forme d'un bâtonnet un peu recourbé en hameçon. Il faut qu'une division longitudinale soit intervenue pour transformer les bâtonnets droits de l'insertion terminale en « V simples », pour transformer les bâtonnets recourbés de l'insertion intermédiaire en « V caudés » et pour transformer les V de l'insertion médiane en « V doubles ».

En d'autres termes, les variétés anaphasiques répondent *précisément* aux variétés de l'insertion, pourvu qu'on admette pour les chromosomes-filles I une division longitudinale.

Mais il est à peine nécessaire d'insister, les figures sont plus éloquentes que tout commentaire.

A côté de ces objets très démonstratifs, il faut placer les cas [1] où on a décrit, pour *tous* les chromosomes, d'une part, une insertion terminale, et d'autre part, une forme en V à la fin de la métaphase et à l'anaphase.

[1] Le *Naias* (GUIGNARD, 98); l'*Hemerocallis*, le *Funkia* (STRASBURGER, 00); le *Galtonia* (STRASBURGER, 04).

Il est clair que les V simples de l'anaphase ne peuvent provenir que de la division longitudinale des chromosomes-filles insérés terminalement. — Nous plaçons néanmoins ces objets dans une catégorie spéciale; c'est qu'en effet nous ne sommes pas convaincu qu'on n'y trouve qu'un seul mode d'insertion. Nous pensons qu'un examen nouveau y découvrirait divers types de chromosomes métaphasiques [1].



Fig. 18. *Tradescantia virginica* (pollen). Division longitudinale anaphasique. V simples, V caudés, V doubles. (Strasburger, 00.)

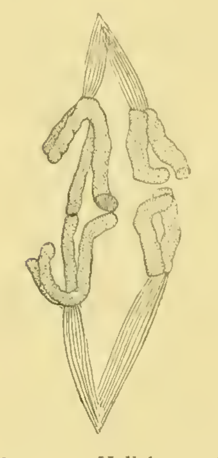


Fig. 19. *Helleborus fœtidus* (pollen). Division longitudinale anaphasique. V simples et V caudés. (Mottier, 03.)

Parmi les objets où on a décrit une division longitudinale anaphasique, quelques-uns sont peut-être encore indécis ou incomplétement étudiés. Ernst, dans la macrosporogénèse du *Trillium*, n'aurait observé que des « *Andeutungen* » de cette division. Peut-être y a-t-il moyen de trouver plus que cela; le pollen de la même plante montre, en effet, des exemples typiques de la division longitudinale anaphasique durant le début de l'anaphase, **fig. 16** et **22**. — Nous pensons aussi que les fig. 23, 24, *a*, et 26 de Gregory ne montrent peut-être pas, ainsi que le pense l'auteur, les moitiés longitudinales anaphasiques, mais plutôt des chromosomes-filles I, à insertion médiane, encore indivis; et nous croyons que ce n'est que plus tard qu'ils vont subir la division longitudinale, ainsi que Strasburger (00) l'a vu dans l'*Osmunda*. — Wiegand ne se prononce qu'avec réserve sur l'existence d'une division longitudinale anaphasique dans le *Convallaria*. En réalité, les figures de l'auteur ne sont pas démonstratives.

Quoi qu'il en soit, la parfaite ressemblance de tous ces objets, incomplétement étudiés peut-être, avec ceux qu'on a mieux analysés ne permet pas de douter qu'il s'y produit bien aussi une division longitudinale anaphasique, d'autant plus que cette division existe, ainsi que nous allons le voir, même dans les objets où on avait décrit une division transversale.

---

(1) C'est Heuser (84) qui constata le premier, en ce qui concerne les végétaux, une division longitudinale anaphasique. Celle-ci fut ensuite décrite, du moins comme probable, par Farmer (95) et, d'une façon plus certaine, par Strasburger (95). Les auteurs se fondaient sur le fait de l'insertion terminale de tous les chromosomes et sur la présence, à l'anaphase, de tous V simples. En réalité, on observe aussi des insertions autres que la terminale. Aussi, ces auteurs abandonnèrent-ils bientôt leur opinion.

C'est ici le moment de dire un mot de l'ébauche de division longitudinale qui a été plusieurs fois décrite dans les chromosomes-filles I, *dès la prophase* [SARGANT (96 et 97), GUIGNARD (98), GRÉGOIRE (99), STRASBURGER (00), MOTTIER (03)]. Si ce phénomène est réel, on comprend quelle confirmation en résulterait pour la division longitudinale anaphasique. Mais nous avons préféré ne pas insister sur ces apparences. Nous conservons, en effet, certains doutes sur leur interprétation. Ces indices de division longitudinale ont toujours été décrits comme consistant en un double alignement de granules chromatiques sur un substratum encore indivis. Or, dans les nombreuses cinèses somatiques que nous avons eu nous-même l'occasion d'observer récemment, jamais nous n'avons constaté que la division longitudinale débutât de cette façon.

Nous ne voulons pas toutefois nier l'existence de cette division longitudinale précoce, nous sommes même persuadé, pour des raisons d'analogie, qu'elle se produit réellement, seulement nous pensons que ce point demande de nouvelles recherches, dans des objets très clairs [1].

2. Passons maintenant au second groupe de descriptions, celles qui comportent *une division transversale des chromosomes-filles I.* Nous ne rappelons que pour mémoire l'opinion de STRASBURGER et de MOTTIER, en 97 et 98. Les auteurs, ayant depuis lors repris et complété leurs observations, ont changé leur façon de voir. Leur interprétation reposait d'ailleurs sur l'admission d'une insertion en juxtaposition.

C'est aussi sur une semblable admission que repose l'hypothèse de BELAJEFF. D'après l'auteur, les V anaphasiques qui résulteraient de l'inser-

---

Ce fut GUIGNARD qui, en 1898, eut le mérite de reprendre l'hypothèse de STRASBURGER (95). L'argumentation de l'auteur est la même que celle qui avait guidé précédemment FARMER et STRASBURGER. Seulement par suite de l'unicité de son type d'insertion, le *Naias* n'était pas à même de rendre compte des apparences observées dans les objets où on avait sûrement constaté des insertions autres que la terminale. Nous eûmes (99) la bonne fortune d'observer, dans le *Lilium speciosum*, d'abord les différentes insertions et ensuite les divers types anaphasiques qui y correspondent, les V simples, les V caudés, les V doubles. Ces deux ordres de faits établissaient définitivement l'existence d'une division longitudinale anaphasique. Ils furent ensuite retrouvés dans un bon nombre de plantes, surtout par STRASBURGER en 1900.

(1) FARMER-MOORE (03 et 04) et GREGORY (03 et 04) décrivent une division longitudinale dans ce qu'ils considèrent comme les futures branches chromosomiques. Nous ne pourrons discuter cette interprétation que dans notre seconde partie. Nous aurons, en effet, à rechercher alors si l'opinion des auteurs est correcte au sujet de l'origine des branches chromosomiques. — Pendant que ces pages sont à l'impression, nous recevons le nouveau mémoire de ALLEN (05). L'auteur y dessine, fig. 31, une véritable fente dans le corps d'un chromosome-fille, à la prophase.

tion juxtaposée se briseraient à leur angle, accomplissant ainsi une division transversale. Or, nous avons vu que, même dans les objets étudiés par BELAJEFF, l'insertion est en superposition. Cela étant, les figures de l'auteur viennent corroborer notre interprétation : elles montrent, en effet, très nettement des V caudés et des V simples.

ISHIKAWA, dans l'*Allium*, et ATKINSON, dans le *Trillium*, ont aussi décrit des chromosomes-filles I divisés transversalement. Leur interprétation repose sur deux points : les auteurs auraient constaté, d'une part, une insertion médiane pour tous les chromosomes I, et d'autre part, une seule forme anaphasique pour tous les chromosomes-filles, la forme d'un V simple, brisé à l'angle. S'il en était ainsi, il est clair que la fente des V, à leur angle, aurait la valeur d'une division transversale. — Ces observations appellent aussi un complément et une correction. STRASBURGER (00) a établi que l'*Allium* possède les différentes insertions et aussi les différents types de l'anaphase, y compris les V doubles, FIG. **20** et **21**. Ces deux caractères se retrouvent de même dans le *Trillium*, FIG. **12** et **16**. Il y a plus, les figures d'ATKINSON plaident pour cette interprétation. L'auteur dessine, en effet, des insertions terminales et intermédiaires; de plus, les FIG. **22** et **23**, empruntées à son mémoire, montrent, la première, des V simples et des V caudés, et la seconde, un V double.

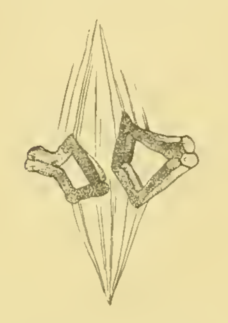


FIG. 20. Fin de la métaphase I dans *Allium fistulosum* (pollen) (STRASBURGER, 00). Division longitudinale anaphasique.



FIG. 21. Noyaux-filles I dans *Allium* (STRASBURGER, 00). V caudés, V simples.



FIG. 22. Anaphase I du *Trillium grandiflorum*, (pollen) (ATKINSON, 99). V simples, V caudés.



FIG. 23. Fin de l'anaphase I dans *Trillium grandiflorum* (ATKINSON). V double, le troisième à partir de la gauche.

On a encore invoqué, en faveur d'une division transversale anaphasique, les cas où l'on a décrit des *tétrades*. On admettait, en effet, que les dyades qui se séparent à la première cinèse sont constituées de deux tronçons

transversaux du spirème. Ces cas sont le *Pteris* (CALKINS, 97) et l'*Equisetum* (OSTERHOUT, 97) (¹). Or, nous avons déjà vu que ces tétrades ne sont pas authentiques, que les chromosomes sont, là comme ailleurs, constitués de deux branches parfaitement continues, parallèles ou croisées. De plus, les formes métaphasiques et anaphasiques de l'*Equisetum* sont les formes typiques, FIG. 7 et 13. Nous avons même observé, dans nos préparations de cette plante, la division longitudinale anaphasique. Enfin, l'*Osmunda* (STRASBURGER, 00), le *Pteris* (GREGORY, 04), le *Galtonia* (STRASBURGER, 04) et le *Drosera* (ROSENBERG, 04) se sont montrés, malgré leurs petits chromosomes, entièrement concordants avec les plantes à chromosomes plus allongés.

En résumé, il n'y a *aucun fait* en faveur d'une division transversale anaphasique. Au contraire, les objets où on avait décrit ce phénomène et qui, depuis lors, ont été réétudiés (tous, sauf l'*Arisæma*) sont rentrés dans le schéma de la division longitudinale anaphasique.

3. Il faudrait enfin considérer les auteurs qui n'ont rien observé de spécial à l'anaphase. Nous ne nous y arrèterons pas longuement. En effet, si on ne tient compte que de ceux qui ont étudié *ex professo* cette question, il faut remarquer que leurs objets ou des objets voisins ont été repris et décrits d'après le mode établi sous notre 1°. — SCHAFFNER (01) ne mentionne pas, dans son texte, la division longitudinale anaphasique. Mais les figures de l'auteur pour l'anaphase (fig. 48-57) mises en regard de ses figures de métaphase (fig. 39-47) la démontrent très clairement.

Nous pouvons donc conclure : *dans toutes les tétradogénèses végétales, les chromosomes-filles I se montrent, — dès la métaphase ou seulement à une anaphase plus ou moins avancée, — dédoublés longitudinalement.*

La question qui se pose maintenant est celle de savoir quelle est la relation entre la division longitudinale anaphasique I et la seconde cinèse. La réponse à cette question dépend d'abord de l'analyse des modifications subies par les chromosomes-filles I durant l'intercinèse. Elle dépend ensuite de l'étude de la seconde cinèse elle-même. Nous commencerons par ce dernier point.

(¹) ATKINSON (99) n'a pas pu élucider la destinée des « tétrades » qu'il a décrites dans l'*Arisæma*; il n'a pu décider si c'est la première ou la seconde cinèse qui est réductionnelle.

CHAPITRE DEUXIÈME.

La seconde cinèse [1].

Un fait caractérise la seconde cinèse au point de vue qui nous occupe : c'est que ni la prophase II ni la métaphase II ne comportent une division longitudinale qui formerait les chromosomes-filles aux dépens de chromosomes-mères d'abord indivis; mais les chromosomes II [2], *dès qu'ils se dégagent de la disposition intercinétique*, se montrent constitués chacun de *deux branches* destinées *à se séparer* l'une de l'autre lors de la métaphase.

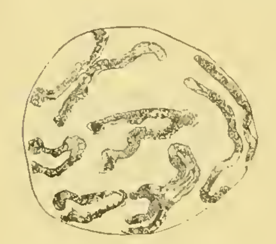


FIG. 24. Chromosomes II dans le *Podophyllum peltatum* (pollen) (STRASBURGER, 00).

Cette conclusion admise par presque tous les auteurs (BELAJEFF, ISHIKAWA, GUIGNARD, GRÉGOIRE, STRASBURGER, MOTTIER, ALLEN, etc.) [3] se déduit de très nombreuses observations, quelle que soit d'ailleurs l'interprétation qui ait été admise pour la première anaphase. Dans tous ces cas, il est clair *en premier lieu* que les chromosomes II, dès le début de leur apparition, sont constitués de deux branches, FIG. **24**; et il est clair *en second lieu* que ce sont ces deux branches qui, dans chaque chromosome, se superposent l'une à l'autre lors de la métaphase et se séparent ensuite vers les pôles, FIG. **25** [4].



FIG. 25. IIde cinèse dans le *Lilium speciosum* (pollen) (GRÉGOIRE, 99). *a*, mise au fuseau, vue du pôle; *b* et *c*, anaphase.

(1) Certains auteurs ne l'ont pas étudiée, mais leur description peut se compléter par celle d'autres observateurs.

(2) Réunis ou non en un peloton, il importe peu en ce moment.

(3) Nous mentionnerons plus loin les exceptions.

(4) Nous ne discuterons que plus tard l'application aux végétaux de l'hypothèse proposée par HAECKER pour le *Cyclops brevicornis*.

On a cependant décrit à plusieurs reprises une division longitudinale au cours de la seconde cinèse; mais ces observations ne sont pas démonstratives ou même elles doivent s'expliquer dans le sens de l'interprétation la plus générale dont nous venons de parler. Les travaux auxquels nous faisons ici allusion [1] sont ceux de SARGANT (96 et 97) sur le *Lilium Martagon*, de DIXON (95 et 01) sur le *Lilium longiflorum*, de SCHAFFNER (01) sur l'*Erythronium* et enfin d'ERNST (02) sur le *Paris* et le *Trillium*.

Avant tout, il faut remarquer, et ceci est fort important, qu'il n'y aurait aucune répugnance à admettre que, dans certains cas, la *prophase II* comporte des *aspects* de division longitudinale : nous reviendrons plus tard sur ce point. Seulement, nous pensons qu'*en réalité* on ne connaît, dans les végétaux, aucun cas de division longitudinale débutant, — ou paraissant débuter, — seulement au cours de la seconde cinèse.

D'après SARGANT, les chromosomes II en forme de V se fixeraient au fuseau par leur angle en *juxtaposant* les deux branches dans le plan équatorial. Chacun des V subirait ensuite, à la métaphase, un clivage longitudinal dont les moitiés se sépareraient vers les pôles. — Nous avons déjà (en 1899) montré que l'auteur a été trompée par certains aspects. En effet, dans les mêmes objets et dans des objets très voisins, on a depuis lors constaté plusieurs fois que ce sont *les deux branches* de chaque chromosome qui s'écartent l'une de l'autre vers les pôles.

En 1895 et 1901, DIXON décrit aussi une division longitudinale à la métaphase II, mais il faut noter que l'auteur ne reproduit aucune image de ce stade et que, de plus, en 1901, il n'exprime son avis qu'avec beaucoup de réserve. Il n'y a donc pas là d'*observation* contradictoire avec les constatations si nettes et si nombreuses que nous avons rappelées plus haut et qui se rapportent d'ailleurs à des objets extrêmement voisins de ceux qu'a étudiés le professeur de Dublin.

D'après SCHAFFNER, les chromosomes II en forme de V subiraient aussi à l'équateur une division longitudinale très nette. — Nous ferons simplement remarquer que l'auteur ne reproduit pour tout document que des figures d'anaphase. D'ailleurs, ces figures elles-mêmes renferment des bâtonnets recourbés en hameçon, formes qui évidemment ne peuvent provenir du clivage longitudinal de V insérés par leur angle.

C'est ERNST qui est le plus catégorique au sujet de l'existence d'une division longitudinale au cours de la seconde cinèse. Il représente, FIG.

(1) Nous ne mentionnons que pour mémoire la description de STRASBURGER-MOTTIER (98) et celle de MOTTIER (97.) Les auteurs ont modifié dans la suite leur manière de voir.

26, *a*, *b*, des chromosomes déjà presque formés et qui subiraient un clivage longitudinal débutant par une bipartition régulière de disques chromatiques. — A notre avis, il est hors de doute que le *Paris* et le *Trillium* rentrent dans le schéma général. Les aspects de bipartition granulaire que montre la FIG. 26 nous paraissent représenter non pas un clivage réel, mais un état de vacuolisation chromosomique plus ou moins avancée. Nous avons, en 1903, étudié en détail cet état alvéolaire des bâtonnets à la télophase et à la prophase somatiques dans le *Trillium*. MOTTIER le représente dans les chromosomes maturatifs de l'intercinèse, FIG. 32. STRASBURGER le mentionne aussi dans le *Galtonia* et la FIG. 28 le montre dans le *Paris* lui-même. Nous croyons que c'est cet aspect que l'auteur a considéré, en le schématisant, comme le début d'un clivage longitudinal. Et cela d'autant plus que nulle part la division longitudinale des chromosomes ne présente semblable régularité (GRÉGOIRE, 03).

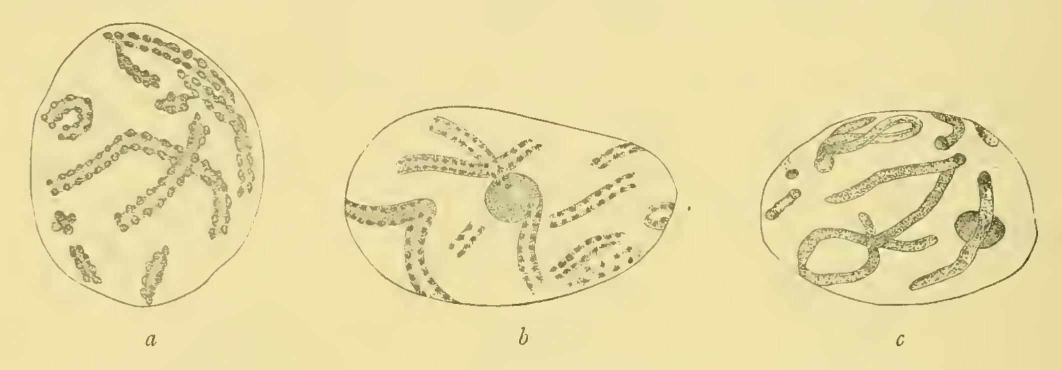


FIG. 26. Prophase de la IIde cinèse, dans le *Paris quadrifolia* (sac embryonnaire) (ERNST, 02).

De plus, il suffit de comparer les chromosomes de la FIG. 26, *c*, — (que l'auteur tient pour définitifs et constitués déjà de leurs chromosomes-filles), — avec ceux de la FIG. 26, *b*, — (subissant, d'après ERNST, un clivage longitudinal), — pour constater que les deux branches de chaque chromosome de la FIG. 26, *c*, représentent bien les branches divergentes ou croisées que l'on distingue déjà dans les chromosomes de la FIG. 26, *b*.

Ajoutons enfin que, dans la microsporogénèse du *Trillium* (ATKINSON) et du *Paris* (inédit), le schéma général se vérifie de la façon la plus claire.

On voit donc que l'on n'a démontré aucun cas de division longitudinale débutant à la seconde cinèse, et il semble hors de doute qu'il faut étendre à tous les objets végétaux étudiés jusqu'ici la conclusion que nous avons formulée dès le début de ce chapitre : *la seconde cinèse ne comporte pas de division longitudinale, mais les chromosomes-mères II apparaissent, dès le début, constitués de leurs chromosomes-filles.*

CHAPITRE TROISIÈME.

Intercinèse.

Deux points nous sont acquis : d'une part, les chromosomes-filles I sont clivés longitudinalement lorsqu'ils parviennent aux pôles et ce caractère appartient à la première cinèse maturative *à l'exclusion de toute autre cinèse* (¹); d'autre part, et cela encore *à l'inverse de toute autre cinèse*, les chromosomes de la seconde division maturative sont *dès le début* constitués de leurs deux chomosomes-filles sans l'intervention d'un clivage longitudinal. Il semble que la seule façon naturelle de relier ces deux points correspondants et caractéristiques des cinèses maturatives consiste à les expliquer l'un par l'autre et à regarder la division longitudinale de la première anaphase comme préparant, dès lors, les chromosomes-filles II. Et c'est bien ce que pensent la plupart des auteurs.

Plusieurs objections se sont néanmoins élevées; pour y répondre et mieux apprécier toute la question, il nous faut analyser de près les phénomènes de l'*intercinèse*. Exposons avant tout les objections.

HAECKER (99_1) ne nie pas la réalité de la division longitudinale anaphasique des chromosomes-filles I, mais il croit pouvoir admettre que cette division s'oblitère, bientôt après, définitivement, et que les chromosomes-filles II prennent naissance par une division transversale des chromosomes-mères II.

MOTTIER (03 et 04) n'est pas aussi radical que HAECKER. Il reconnaît que les chromosomes-filles II sont le *produit de la division longitudinale* anaphasique I, mais il est porté à admettre que chacun des chromosomes II *complets* ne correspond pas nécessairement à un chromosome-fille I *complet*. Chacun des chromosomes II pourrait, pense l'auteur, résulter de l'union de moitiés longitudinales empruntées à deux différents chromosomes-filles I. Cette combinaison, l'auteur en explique comme suit la possibilité.

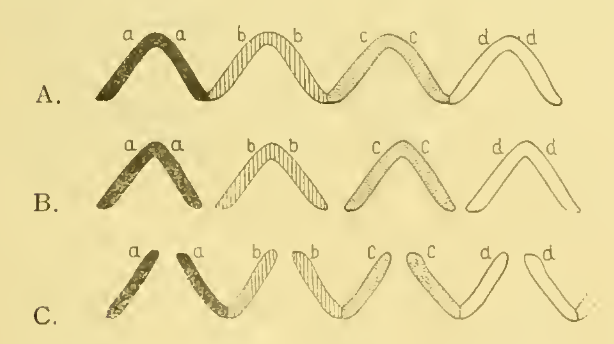


FIG. 27. Schémas destinés à représenter l'interprétation de MOTTIER (03) pour la formation des chromosomes II.

(¹) Nous avons (03 et 04) montré que les aspects considérés par VAN BENEDEN (87), REINKE (94), HOF (98) et MERRIMAN (04) comme représentant une division longitudinale anaphasique dans les chromosomes *somatiques* n'ont pas cette signification.

A la fin de l'anaphase I, les V chromosomiques, — dont chaque branche représente une moitié longitudinale, — se soudent les uns aux autres en un spirème continu, FIG. 27, A. Ce spirème continu reparaît à la prophase II; or, il est possible, pense MOTTIER, qu'il ne se segmente pas aux endroits qui correspondent à toutes les soudures de deux chromosomes-filles I. Il pourrait se segmenter parfois en des endroits correspondant à la séparation des deux moitiés longitudinales d'un même chromosome, c'est-à-dire correspondant aux angles des V aboutés. Si nous désignons par *a—a*, *b—b*.... les chromosomes-filles I clivés longitudinalement, nous pouvons représenter l'idée de MOTTIER en disant qu'il se forme un peloton *a—a*, *b—b*, *c—c*...., FIG. 27, A, et que ce peloton se décompose, — à la prophase II, — non pas en *a—a*, *b—b*, *c—c*...., FIG. 27, B, mais bien en *a—b*, *b—c*, *c—d* et ainsi de suite, FIG. 27, C.

Nous allons maintenant, pour trancher la question, étudier les phénomènes de l'intercinèse.

Il nous faut répondre à deux questions : d'abord, les *chromosomes-filles I* gardent-ils, durant l'intercinèse, leur *autonomie*, pour devenir, après l'intercinèse, les *chromosomes II?* Ensuite, les *branches constitutives* des chromosomes II prophasiques sont-elles les *moitiés longitudinales* anaphasiques des chromosomes-filles I? Il faut une réponse affirmative à ces deux questions pour pouvoir considérer la division longitudinale anaphasique I comme préparant les chromosomes-filles II.

La première de ces questions se dédouble à son tour : les chromosomes-filles I perdent-ils, durant l'intercinèse, ainsi que le pense MOTTIER, leur *indépendance terminale*, par la soudure de leurs extrémités en un peloton continu; ensuite, perdent-ils leur *indépendance latérale*, en se confondant les uns avec les autres dans le réseau nucléaire?

Au total, trois points à élucider.

1. Nous croyons pouvoir affirmer sans aucune réserve qu'il ne se forme pas, à la fin de l'anaphase I, un peloton-fille continu [1].

Il faut noter d'abord, ainsi que nous allons le dire, qu'il y a plusieurs cas où il ne se produit aucune reconstitution nucléaire, où les chromosomes-

(1) GUIGNARD (98), pour le *Naias*, et ATKINSON (99), pour le *Trillium*, admettent la même conclusion.

filles I passent directement au fuseau de la seconde figure. Dans ces objets, il ne peut pas même être question de la formation d'un peloton continu. La *grande importance* de ces cas, c'est qu'ils montrent que, même s'il se formait parfois un peloton continu, il ne faudrait accorder à ce phénomène aucune importance essentielle.

De plus, même dans les objets où il se reconstitue une vacuole nucléaire, il ne se forme pas de peloton-fille.

Cela est d'abord tout à fait évident dans bon nombre de cas. Les bâtonnets se terminent librement à la membrane nucléaire et leurs extrémités ne se mettent à aucun moment en relation les unes avec les autres. Il y a plus : on observe souvent des dispositions incompatibles avec la

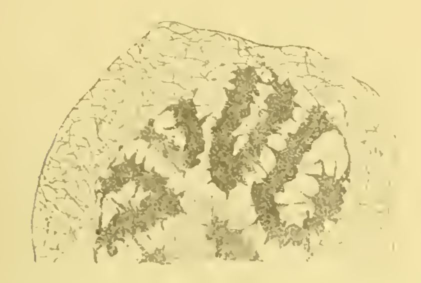


FIG. 28. Noyau-fille I du *Paris quadrifolia* (pollen) (original).

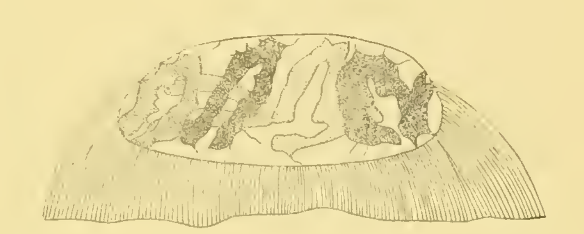


FIG. 29 Noyau-fille I du *Trillium grandiflorum* (pollen) (ATKINSON, 99).

formation d'un spirème continu. On voit souvent, en effet, les deux extrémités d'*un même* chromosome dirigées l'*une vers l'autre*, FIG. **28** et **29**. — La présence de **V** doubles, mélangés à des **V** simples, est encore un obstacle à la formation d'un spirème continu, ainsi que nous l'avons montré, en 1903, p. 65-6.

Parfois, il est vrai, on rencontre des extrémités de chromosomes voisins plus ou moins en contact, mais, — ainsi que nous l'avons fait remarquer pour les cinèses somatiques en 1903 et ainsi qu'ATKINSON l'avait noté déjà en 1899, — cette disposition est due à une sorte de poussée exercée par la membrane nucléaire sur certaines extrémités chromosomiques, d'où il résulte que ces dernières sont, dans certains cas, amenées accidentellement en contact.

Notre conclusion s'appuie encore sur ce fait qu'on n'a produit jusqu'ici aucune figure démonstrative de la formation d'un peloton. Il faut noter d'abord que beaucoup d'auteurs se contentent de *mentionner* cette soudure bout à bout de tous les chromosomes. D'autres, SCHNIEWIND-THIES (01) et ERNST (02), renvoient à des figures qui non seulement ne démontrent

pas la formation d'un peloton, mais *prouvent plutôt le contraire* (fig. 88 de SCHNIEWIND-THIES et fig. 22 de ERNST). Il n'y a que STRASBURGER (98, 00) et MOTTIER (98, 03 et 04), qui ont étudié de plus près la question. Nous avons déjà dans un autre mémoire (03), — auquel nous renvoyons le lecteur, — montré que les figures de ces auteurs s'expliquent par des contacts accidentels. Les FIG. **30** et **31**, par exemple, empruntées à MOTTIER (03) démontreraient plutôt la non-formation d'un peloton continu. D'ailleurs, dans son dernier travail, STRASBURGER (04) ne mentionne plus pour le *Galtonia* la formation d'un spirème[1].



FIG. 30. Fin de l'anaphase 1 du *Lilium Martagon* (pollen) (MOTTIER, 03).

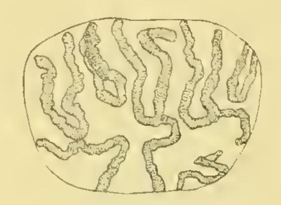


FIG. 31. Noyau-fille 1 du *Lilium Martagon* (MOTTIER, 03).

Ce n'est pas la peine de nous arrêter à la question de l'existence d'un peloton-mère continu à la prophase de la seconde cinèse. Puisqu'il n'y a pas de peloton continu à la fin de l'anaphase 1, puisque, d'autre part, ainsi que nous allons le voir, les chromosomes-filles I ne perdent pas leur indépendance latérale, il est clair que les apparences d'un peloton continu à la prophase II ne peuvent être attribuées qu'à des contacts fortuits, ou à des soudures accidentelles.

2. Examinons maintenant la question de l'*indépendance latérale* des chromosomes, durant l'intercinèse. Au point de vue des modifications subies par les chromosomes durant l'intercinèse, et en général au point de vue de la reconstitution nucléaire, les végétaux ne se comportent pas tous de la même façon.

Dans quelques cas, peu nombreux, on observe une *transition directe* de la première cinèse à la seconde. Il n'y a même pas formation d'une vacuole nucléaire. Les chromosomes-filles I se rangent au fuseau II immédiatement après le tassement polaire [SCHNIEWIND-THIES (01) dans le *Convallaria*,

(1) ALLEN (04) n'a pas pu observer non plus une fusion des extrémités chromosomiques.

IKEDA (02) dans le *Tricyrtis*, FARMER (94) dans le *Pallavicinia*, MOORE (03) dans la même plante]. Ce cas, on le voit, n'est pas fréquent dans les végétaux.



FIG. 32. Chromosomes-filles I alvéolisés dans le *Tradescantia virginica* (pollen) (MOTTIER, 03).

Le plus souvent, il existe une tendance vers un stade de repos : la vacuole nucléaire se forme et les chromosomes subissent une certaine alvéolisation. Ce dernier phénomène peut toutefois présenter tous les degrés possibles. Dans un grand nombre d'objets, l'alvéolisation, quelle qu'elle soit, ne s'avance pas jusqu'à rendre indistincts les contours latéraux des chromosomes. En d'autres termes, on discerne nettement, durant l'intercinèse, les *bandes chromosomiques alvéolisées*. C'est notamment le cas pour le *Lilium speciosum* (GRÉGOIRE, 99), pour les nombreux objets étudiés par STRASBURGER (00), pour le *Naias* (GUIGNARD, 98), pour le *Trillium* et le *Paris* (ERNST, 02), le *Symplocarpus* et le *Peltandra* (DUGGAR, 00), le *Ruppia rostellata* (MÜRBECK, 02), etc. Il semble même que cette interprétation s'applique au *Tradescantia* si l'on en juge par la FIG. **32**, empruntée à MOTTIER (03), bien que cette figure soit considérée par l'auteur comme montrant que *all identity of chromosomes is lost.*

A côté de ces cas nombreux, il en existe d'autres où l'alvéolisation semble assez accentuée pour qu'on ne puisse plus *discerner* latéralement les bandes chromosomiques.

On voit donc que, dans beaucoup d'objets, quelles que soient les transformations des chromosomes, il demeure évident que ceux-ci ne perdent pas leur indépendance latérale. Parfois même, ils passent directement de la première à la seconde figure. D'autre part, étant donnée la parfaite ressemblance des deux cinèses dans tous les objets, étant donné de plus que les dispositions diverses de l'intercinèse se rattachent les unes aux autres comme les termes d'une série graduelle, on ne peut douter que, même si on trouvait des exemples de repos parfait, il faudrait interpréter ces cas à la lumière des autres et admettre que *là aussi les chromosomes gardent*, durant l'intercinèse, *leur autonomie latérale.*

De la réponse que nous avons faite à la première et à la seconde question, il résulte que *les chromosomes-filles I gardent leur autonomie complète durant l'intercinèse et deviennent les chromosomes II.*

3. Il ne reste donc plus à élucider que notre troisième point : *les branches constitutives des chromosomes II prophasiques* sont-elles *les moitiés longitudinales anaphasiques* des chromosomes-filles I? Cela encore est certain.

Même avant d'étudier de plus près la façon dont se comportent, durant l'intercinèse, les moitiés longitudinales anaphasiques, et quelle que soit cette attitude, il semble qu'une réponse affirmative se dégage avec évidence des faits que nous possédons dès maintenant. Nous savons que les chromosomes II ne sont autres que les chromosomes-filles I ; que ces derniers se sont dédoublés longitudinalement à l'anaphase; que, enfin, les chromosomes II sont, dès le début, constitués de leurs chromosomes-filles parfaitement distincts. Cela étant, il est clair qu'à moins de démontrer rigoureusement la disparition définitive de la division longitudinale anaphasique I et la production des chromosomes-filles II par un autre mécanisme, on doit admettre que ces derniers sont bien les moitiés longitudinales de la première anaphase. Or, cette démonstration, on ne l'a jamais tentée [1].

Mais étudions de plus près la façon dont se comportent durant l'intercinèse les moitiés longitudinales anaphasiques.

Chez les animaux, on observe souvent que les chromosomes-filles I passent directement à la prophase II en conservant nettement distinctes leurs branches longitudinales. Dans les végétaux, nous venons de le voir, ces cas ne sont pas fréquents. Le *Convallaria*, le *Tricyrtis*, le *Pallavicinia* en offrent, à notre connaissance, les seuls exemples.

Dans les autres objets, on trouve toute une série graduelle d'aspects divers, au point de vue de la netteté des moitiés longitudinales pendant l'intercinèse. Dans certains cas, où un noyau se reforme plus ou moins, les branches longitudinales, surtout dans les V simples et les V caudés, demeurent néanmoins plus ou moins distinctes, durant l'intercinèse, et on les suit jusque dans les chromosomes prophasiques II, dont elles constituent les deux branches, FIG. 33. Mais dans d'autres cas, le repos est plus accentué et on ne peut suivre les moitiés longitudinales.




FIG. 33. Chromosomes-filles I vacuolisés dans le *Trillium grandiflorum* (pollen) (original). Ils ont conservé nettement indépendantes leurs moitiés longitudinales.

[1] Il faut remarquer d'ailleurs que HAECKER n'a pas maintenu longtemps l'hypothèse qu'il fit en 1899 sur cette question. Dans son Referat de cette année, il oppose son interprétation à l'explication que nous avions donnée nous-même des phénomènes. Mais dans l'appendice de ce même Referat, concernant le mémoire où STRASBURGER confirmait nos conclusions, il reconnait le rôle physiologique de la division longitudinale anaphasique.

De tout cela il résulte que la persistance des moitiés longitudinales est évidente *pour bon nombre d'objets* et nous voulons dire par là que les moitiés longitudinales de l'anaphase I deviennent, à n'en pas douter, les branches constitutives des chromosomes II. Cela étant, il est clair, encore une fois, que c'est à la lumière de ces objets qu'il faut interpréter ceux où un repos plus avancé obscurcit les moitiés longitudinales. Ces derniers cas sont, en effet, reliés aux premiers par des transitions graduelles et de plus, les phénomènes de la première et de la seconde cinèse sont communs à tous les objets. Il n'y a donc pas de doute que l'intercinèse doit avoir partout la même valeur et que partout les branches longitudinales de l'anaphase I conservent leur autonomie et deviennent les branches constitutives des chromosomes II. Ajoutons, dès maintenant, que la comparaison entre animaux et végétaux enlèvera toute hésitation.

En raison de ce que nous venons de dire, — et ceci est fort important, — nous ne rejetons pas la possibilité des *apparences de division longitudinale* au commencement de la seconde cinèse. Il pourrait se faire en effet que, surtout dans les V doubles, les moitiés anaphasiques I se rapprochent assez considérablement pour que les chromosomes II paraissent se diviser à nouveau. Mais il faudrait dire alors que cette division ne serait qu'apparente et constituerait simplement la réapparition des moitiés longitudinales anaphasiques intimement rapprochées. Un rapprochement si étroit n'est d'ailleurs pas un obstacle à la persistance autonome des branches longitudinales. On voit souvent dans les prophases et métaphases maturatives et somatiques les chromosomes-filles devenus tout à fait indistincts et on ne peut pas douter cependant qu'ils conservent leur indépendance. De plus, le fait que les chromosomes somatiques, en s'alvéolisant, deviennent indiscernables les uns d'avec les autres durant le repos, n'est pas un obstacle à leur autonomie. Il en est de même, évidemment, pour les moitiés longitudinales anaphasiques, durant l'intercinèse.

Nous concluons ce chapitre en disant que *les chromosomes-filles I deviennent, après l'intercinèse, les chromosomes II et que les deux branches constitutives des chromosomes II, — c'est-à-dire les chromosomes-filles II, — ne sont pas autre chose que les moitiés longitudinales anaphasiques des chromosomes-filles I.*

CONCLUSION.

Nous pouvons résumer dans les traits suivants l'histoire des chromosomes *durant la seconde période des cinèses de maturation* dans la sporogénèse végétale.

Les chromosomes I définitifs sont toujours constitués de *deux branches continues*, diversement disposées l'une par rapport à l'autre, FIG. **34**, *A*.

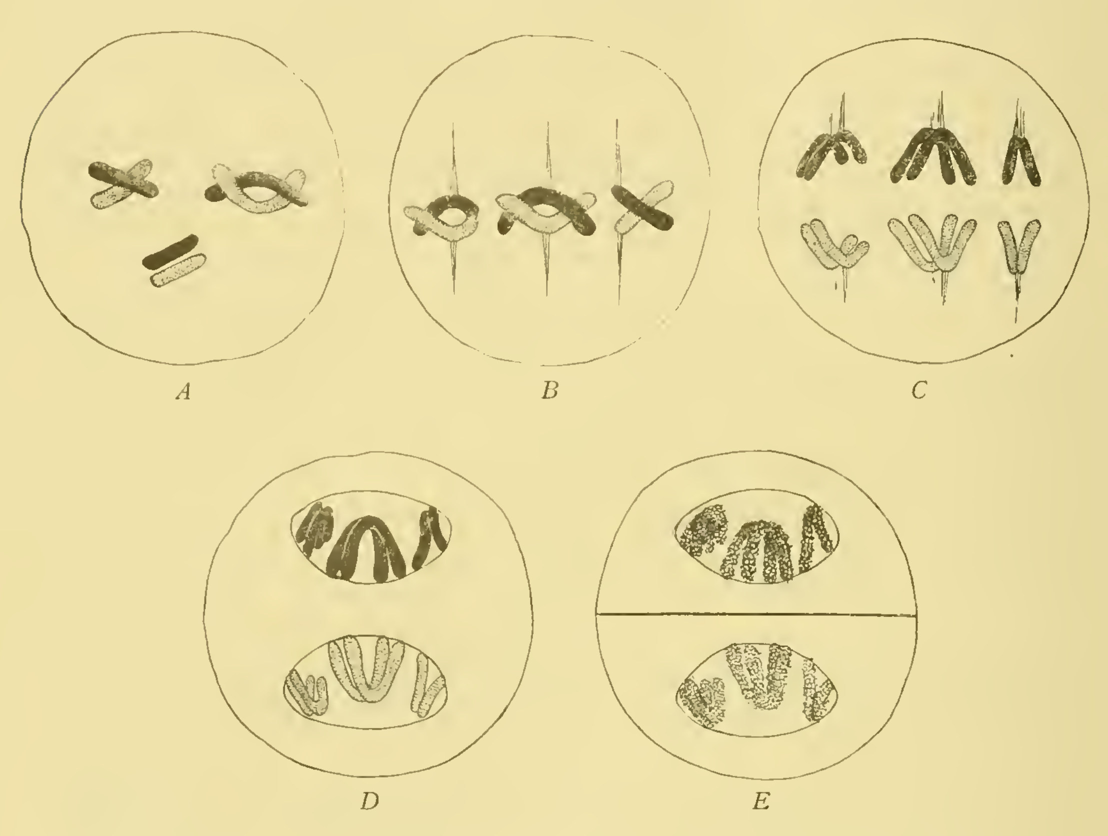


FIG. 34. Schéma de la cinèse *hérérotypique* dans les Végétaux. *A*, formes définitives des chromosomes ; *B*, insertion *en superposition* et en des points divers (insertion intermédiaire, médiane, terminale) ; *C*, V caudés, V doubles, V simples produits par la *division longitudinale anaphasique* ; *D*, fin de l'anaphase, absence de peloton-fille ; *E*, alvéolisation des chromosomes-filles I ; ils conservent, distinctes, leurs moitiés longitudinales.

Ces deux branches sont les *chromosomes-filles* de la première cinèse. En effet, elles se superposent l'une à l'autre, à l'équateur du premier fuseau, FIG. **34**, *B*, et se séparent vers les deux pôles, FIG. **34**, *C*. Dès la fin de la métaphase ou durant l'anaphase, les chromosomes-filles I subissent une vraie division longitudinale *(division longitudinale anaphasique)*, — peut-

être parfois ébauchée dès la prophase, — et qui leur donne différentes formes, d'après les modes divers d'insertion chromosomique à la métaphase, FIG. 34, *C*. La suite montre que les moitiés longitudinales ainsi produites deviendront les chromosomes-filles de la seconde cinèse.

Les chromosomes-filles I ne se soudent pas en un peloton continu, FIG. 34, *D*. L'intercinèse n'est marquée qu'assez rarement par une reconstitution nucléaire voisine de l'état quiescent. Dans certains cas même, le passage d'une cinèse à l'autre est direct, les chromosomes-filles I se plaçant tout de suite, sans l'intervention d'aucune reconstruction nucléaire, au fuseau de la seconde cinèse. Le plus souvent, les chromosomes-filles subissent, à l'intérieur de la vacuole nucléaire, une alvéolisation plus ou moins accentuée, mais qui, dans beaucoup de cas, n'empêche pas les bandes chromosomiques de demeurer bien distinctes latéralement les unes des autres, FIG. 34, *E*.



FIG. 35. Schéma de la cinèse *homéotypique* dans les végétaux. *A*, les chromosomes-filles I, redevenus homogènes et constitués de leurs moitiés longitudinales; *B*, ces dernières se superposent, dans chaque chromosome, l'une à l'autre, à la métaphase, et s'écartent l'une de l'autre vers les pôles; *C*, les quatre noyaux définitifs.

A la fin de l'intercinèse, les chromosomes II apparaissent, *dès le début*, constitués de deux branches, FIG. 35, *A*. Il est certain que les chromosomes-filles I conservent leur autonomie complète durant l'intercinèse, et qu'ils deviennent les chromosomes II ; il est certain aussi que les deux branches constitutives de chaque chromosome II sont bien les moitiés longitudinales anaphasiques des chromosomes-filles I. Ce sont ces deux branches qui se séparent l'une de l'autre à la métaphase II, FIG. 35, *B*, *C*, et par conséquent *les chromosomes-filles II sont les moitiés longitudinales anaphasiques des chromosomes-filles I.*

Les deux cinèses de maturation vérifient donc, en ce qui concerne la seconde période, les caractères de l'*hétérotypie* et de l'*homéotypie*, tels que, à la suite de FLEMMING, ils ont été précisés par MEVES (96) et par STRASBURGER (00). *Pour la période qui nous occupe*, la caractéristique de l'hétérotypie consiste dans la division longitudinale anaphasique; la caractéristique de l'homéotypie réside en ce que les chromosomes-filles de cette cinèse sont préparés dès la cinèse précédente par une division longitudinale. Nous disons que ce sont là les caractéristiques de ces cinèses *pour la seconde période;* c'est qu'en effet, dans notre seconde partie, lorsque nous aurons étudié la première période, nous aurons à établir d'autres caractères fondamentaux de l'hétérotypie, et nous verrons alors que la division longitudinale anaphasique est en quelque sorte un caractère secondaire.

Nous désignerons donc, à l'avenir, la suite des phénomènes que nous venons de décrire sous le nom de schéma *hétérohoméotypique*, schéma dont les processus sont les suivants :

1) Les deux branches constitutives des chromosomes I définitifs se séparent l'une de l'autre, dans chaque chromosome, à la première cinèse.

2) Les chromosomes-filles I subissent, dès la fin de la métaphase ou durant l'anaphase, une division longitudinale.

3) Les chromosomes-filles I, ainsi constitués, gardent, durant l'intercinèse, leur autonomie. Les chromosomes-filles I deviennent les chromosomes II et les moitiés longitudinales anaphasiques deviennent les branches constitutives des chromosomes II.

4) Ce sont ces branches, — et par conséquent les moitiés longitudinales anaphasiques, — qui se séparent, dans chaque chromosome, à la seconde figure.

Rappelons encore la remarque que nous avons faite plus haut touchant la possibilité de rencontrer, à la seconde cinèse, des apparences de division longitudinale (voir p. 251).

Le lecteur comprendra maintenant que ce schéma, ainsi que nous l'avons dit plus haut, p. 224, s'oppose directement au processus *postréductionnel*, mais qu'il laisse ouverte la question du processus *préréductionnel* et du processus *eumitotique*. Le schéma hétérohoméotypique, tel que nous le définissons ici, n'implique, en effet, aucune conclusion sur la *valeur des branches constitutives des chromosomes de la première cinèse*, question qui devrait être tranchée, pour pouvoir décider entre le schéma préréductionnel et le schéma eumitotique.

En d'autres termes, il résulte de notre étude que la seconde cinèse n'est pas réductionnelle, et que, *s'il y a réellement une cinèse réductionnelle, ce ne peut être que la première*. Il nous restera à voir, dans notre seconde partie, si la cinèse hétérotypique est une cinèse réductrice, en étudiant pour cela la valeur des branches chromosomiques.

Le lecteur comprendra aussi pourquoi nous proposons d'appeler du nom de *hétérocytes* les sporocytes I, et du nom de *homéocytes* les sporocytes II. Ces deux dénominations indiquent la nature toute spéciale de la cinèse que chacune de ces espèces de cellules est appelée à subir.

Nous ne nous arrêterons pas ici à discuter les différentes acceptions qu'on a voulu donner à ce nom de hétérotypie, nous toucherons cette question à la fin de notre travail.

DEUXIÈME SECTION.

LA SPERMATOGÉNÈSE ANIMALE.

On sait que c'est dans la spermatogénèse animale que l'on décrivit, pour la première fois d'une façon définitive [1], la division longitudinale anaphasique des chromosomes-filles I. C'est FLEMMING qui, en 1887, observa nettement ce phénomène dans la salamandre. Seulement, l'auteur ne put pas élucider la destinée de cette division longitudinale. FLEMMING ne connaissait d'ailleurs pas à cette époque la succession régulière des deux cinèses de maturation. C'est seulement plus tard, — après que HERMANN, en 89, eut confirmé, dans la salamandre, l'existence d'une division longitudinale anaphasique des chromosomes-filles I, — que MEVES (96) admit, pour ce même animal, l'interprétation qui dans l'entretemps avait été proposée par STRASBURGER (95) pour les végétaux et qui considère la division longitudinale anaphasique comme préparant les chromosomes-filles de la seconde cinèse. Le schéma *hétérohoméotypique* (v. p. 254), ainsi établi, fut ensuite contrôlé, comme nous allons le voir, dans un bon nombre d'objets. Voici la série historique des descriptions qui appuient ce schéma : MEVES (96), dans la salamandre; MAC GREGOR (99), dans l'*Amphiuma*; VON EBNER (99), dans le rat; KINGSBURY (99), dans le *Desmognathus*; EISEN (00), dans le *Batrachoseps* (incomplétement); MONTGOMERY (00 et 01), dans le *Peripatus* et de nombreux hémiptères; JANSSENS (01), dans le triton; DE SINETY (01), dans plusieurs orthoptères; KINGSBURY, à nouveau (02), dans le *Desmognathus*; NICHOLS (02), dans l'*Oniscus;* LERAT (02), dans le *Cyclops;* MEVES (02), dans la *Paludina* (incomplétement); FARMER et MOORE (03 et 04), dans la salamandre, la *Periplaneta*, l'axolotl; MONTGOMERY (03), dans le *Pletodon* et le *Desmognathus*; JANSSENS et DUMEZ (03), dans le *Batrachoseps* et le *Pletodon*; SCHREINER (04), dans les Poissons.

Avant de commencer notre revue des observations faites sur différents groupes animaux, nous rappelons que nous ne suivons pas l'ordre taxonomique, mais que nous exposons les descriptions dans l'ordre qui nous a paru le mieux adapté à la clarté de la discussion [2].

---

(1) Le phénomène avait été déjà signalé par FLEMMING en 1882 et par HEUSER (dans les végétaux) en 1884.

(2) Nous ne parlerons pas, dans ce chapitre, des études sur la spermatogénèse de l'*Ascaris*. Nous traiterons en même temps, plus tard, de l'ovogénèse et de la spermatogénèse dans cet animal.

CHAPITRE PREMIER.

Batraciens.

A tout seigneur tout honneur. C'est l'étude des Batraciens qui a amené Flemming à la découverte de l'hétérotypie; nous commencerons par ce groupe.

Toutes les descriptions, sauf celle de vom Rath ([1]), s'accordent dans les points essentiels et se complètent d'un objet à l'autre.

§ 1. Métaphase et anaphase I.

Les formes des chromosomes définitifs sont semblables à celles que nous avons rencontrées partout dans les végétaux : deux branches ou juxtaposées ou, plus souvent, diversement croisées et entrelacées ou parfois



Fig. 36. Chromosomes hétérotypiques de triton (Janssens, 01).

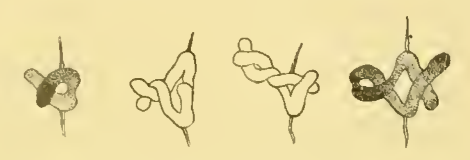


Fig. 37 Insertion en superposition, dans le triton, métaphase I (Janssens, 01).

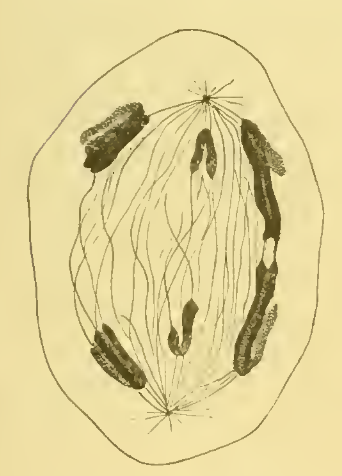


Fig. 38. Division longitudinale anaphasique dans la salamandre (Meves, 96).



Fig. 39. Division longitudinale anaphasique dans l'*Amphiuma* (Mac Gregor, 99).



Fig. 40. Division longitudinale anaphasique dans le *Batrachoseps* (Janssens et Dumez, 03).

réunies seulement à leurs deux extrémités, l'ensemble prenant alors la forme d'un anneau, fig. 36.

Tous les auteurs s'accordent de plus à dire, — et leurs figures le mon-

([1]) Nous ne nous arrèterons pas à la description de vom Rath. Elle a été complètement écartée par tous les observateurs subséquents.

trent clairement, — que ce sont ces deux branches qui s'écartent l'une de l'autre vers les pôles de la première figure, FIG. 37.

Les auteurs reconnaissent enfin que, dès le début de l'anaphase ou un peu plus tard, les chromosomes-filles I montrent très nettement une division longitudinale anaphasique (p. 235-6), FIG. 38, 39, 40. Il suffit, dans les différents objets, de mettre en regard les figures d'insertion et les figures d'anaphase pour se convaincre de la réalité de cette division longitudinale. Il serait bien inutile de chercher à ces apparences une autre explication. Aucun auteur d'ailleurs ne l'a tenté.

JANSSENS (01) a décrit, dans le triton, une division longitudinale des branches chromosomiques dès la prophase, ainsi que cela avait été admis dans les végétaux par SARGANT, GUIGNARD, GRÉGOIRE et STRASBURGER. La fig. 22 de l'auteur montre, en réalité, dans un chromosome, une fente longitudinale partielle assez nette [1].

§ 2. Intercinèse et seconde cinèse.

L'étude de cette période est ici encore de toute première importance. Il s'agit de savoir si la division longitudinale anaphasique I prépare les chromosomes-filles II. Tous les auteurs répondent affirmativement à cette question. Ils observent que les chromosomes II, — identiques aux chromosomes-filles I, — sont, durant la prophase, constitués de deux branches, FIG. 41 et 44. Ces branches représentent les moitiés longitudinales des chromosomes-filles I et ce sont elles qui se séparent l'une de l'autre, dans chaque chromosome, à la II^{de} figure, FIG. 42. — Toutefois, il y a dans les descriptions un peu de divergence et, parfois, un peu d'incertitude et nous devons nous arrêter assez longuement sur la présente question.

Les points qu'il faut trancher ici sont les suivants :

Premièrement. Les *chromosomes-mères II* sont-ils bien identiques aux *chromosomes-filles I* ou bien pourraient-ils être formés de tronçons ayant appartenu à différents chromosomes-filles I (MOTTIER)?

Deuxièmement. Les *branches* plus ou moins parallèles qui, à un moment donné, constituent les chromosomes-mères II sont-elles bien *les moitiés longitudinales* produites par la division anaphasique I?

---

[1] Notons encore ici que FARMER-MOORE (03 et 04) et MONTGOMERY (03) décrivent aussi une division longitudinale dans ce qu'ils considèrent comme les deux branches chromosomiques. Seulement nous ne pouvons pas discuter ici la description de ces auteurs; nous aurons à voir dans notre seconde partie si les portions qu'ils considèrent comme les deux branches chromosomiques possèdent bien cette valeur.

Troisièmement. Ces mêmes branches sont-elles réellement les *chromosomes-filles II?* Sont-elles destinées à se séparer l'une de l'autre, dans chaque chromosome, à la métaphase II ?

Telles sont les trois questions auxquelles il faut être fondé à donner une réponse affirmative pour pouvoir admettre que la division longitudinale anaphasique I prépare les chromosomes-filles II.

Cette réponse affirmative, nous avons déjà vu que les auteurs la donnent, du moins implicitement, en se ralliant à la conclusion générale qui s'en déduit. Toutefois, certains points font difficulté.

Rappelons d'abord que MOTTIER (v. p. 245) a admis pour les végétaux que les chromosomes-mères II ne sont pas nécessairement identiques aux chromosomes-filles I. L'auteur admet la formation d'un spirème continu à l'anaphase I et rien ne prouve, d'après lui, que ce peloton va se segmenter, lors de la prophase II, aux points où s'est faite, à la télophase précédente, la soudure des chromosomes-filles I.

D'autre part, d'après certains auteurs (MEVES, MAC GREGOR), la division longitudinale anaphasique devient indistincte pendant l'intercinèse, et les chromosomes II, *d'abord indivis*, doivent *subir* une division longitudinale. Celle-ci, toutefois, ne serait pour les auteurs que la réapparition de la division anaphasique. Mais on pourrait trouver que ce dernier point n'est pas certain.

Enfin, une dernière difficulté résulte de la possibilité d'une interprétation suggérée par KINGSBURY (02). Les chromosomes II ont souvent une forme d'X. Si nous désignons par a et b les deux branches croisées de l'X, on peut se représenter de deux façons différentes les mouvements métaphasiques de la II^de cinèse. Le second fuseau pourrait séparer les deux branches a et b; c'est l'opinion générale, et KINGSBURY la tient pour plus vraisemblable. Mais le second fuseau pourrait aussi séparer deux chromosomes-filles complexes $\frac{a}{2}$-$\frac{b}{2}$ et $\frac{b}{2}$-$\frac{a}{2}$ formés chacun de deux tronçons transversaux empruntés aux deux branches de l'X. Dans ce second cas, la seconde cinèse serait réductionnelle, mais d'après un type spécial [1].

Telles sont les difficultés. Nous considérons néanmoins comme certain qu'il faut donner à nos trois questions, posées plus haut, une réponse affirmative.

---

[1] Cette interprétation, dont KINGSBURY entrevoyait la possibilité, n'est pas à confondre avec une hypothèse en apparence assez semblable formulée par HÆCKER (02). Nous ne discuterons cette dernière que lorsque nous examinerons les observations de HÆCKER sur le *Cyclops brevicornis*.

1. Commençons par la *troisième*. Il résulte à toute évidence de nombreuses figures des auteurs que les *deux branches* qui, à un moment donné de la prophase, constituent les *chromosomes II*, FIG. **41** et **44**, sont bien les *chromosomes-filles II*, c'est-à-dire se séparent l'une de l'autre à l'anaphase. Nous donnons comme exemple les figures de MAC GREGOR (99), FIG. **41** et **42**. Il suffit, pour se convaincre de ce que nous venons de dire, de comparer ces deux figures. Les figures de KINGSBURY elles-mêmes le démontrent. Il n'y a presque pas de chromosomes présentant la forme régulière en **X** que suppose et exige l'hypothèse de l'auteur américain. De plus, la fig. 29 de l'auteur montre nettement que ce sont les deux branches de chaque chromosome qui se superposent l'une à l'autre, lors de la métaphase, et qui se



FIG. 41. Chromosomes II se rangeant au fuseau dans *Amphiuma* (MAC GREGOR, 99).



FIG. 42. Anaphase II dans *Amphiuma* (MAC GREGOR, 99).

séparent vers les pôles. Ajoutons enfin qu'il est bien difficile de se représenter le mécanisme invoqué par KINGSBURY.

Il faut donc répondre affirmativement à la troisième question posée plus haut.

2. Il en est de même en ce qui concerne la *première question*. Il est clair d'abord, d'après toutes les figures, que les chromosomes-filles de la télophase I *ne se soudent pas* bout à bout *en un peloton continu*, FIG. **43**. Ensuite, dans la grande majorité des cas, on ne perd de vue, à aucun moment de l'intercinèse, la distinction des *contours latéraux* chromosomiques et cela quel que soit le degré d'alvéolisation des bâtonnets. Les figures de KINGSBURY, FIG. **43**, entre autres, sont extrêmement instructives à cet égard.



FIG. 43. Chromosomes-filles I durant l'intercinèse dans *Desmognathus* (KINGSBURY, 02).

Ces deux constatations établissent avec certitude que, dans la plupart des cas, — contrairement à l'hypothèse

proposée par MOTTIER pour les végétaux (v. p. 245), — les chromosomes-mères II sont bien identiques aux chromosomes-filles I.

Toutefois, on a décrit dans certains objets un état de reconstitution nucléaire assez voisin du repos (JANSSENS, chez le triton).

Au sujet de semblables observations, nous ferons remarquer qu'il nous semble impossible d'admettre, pour des phénomènes tout à fait identiques dans les différents objets et en même temps caractéristiques d'un stade tout spécial, deux interprétations totalement différentes. Il est évident qu'il faut interpréter les quelques cas moins clairs d'après les enseignements *concordants* fournis par un *grand nombre* d'objets *plus faciles à analyser*. Or, les phénomènes des deux cinèses maturatives, abstraction faite de l'intercinèse, sont identiques dans tous les Batraciens, et en même temps, ils sont tout à fait caractéristiques de ces deux cinèses. Si donc, dans certains objets, la tendance vers le repos est assez accentuée pour qu'on perde de vue les chromosomes-filles I, il faudra néanmoins admettre que ceux-ci y persistent tout aussi bien que dans les cas plus nombreux où leur autonomie est nettement sauvegardée.

Et cela est d'autant plus vrai que parfois, dans un même objet, on trouve des variations au point de vue de l'intercinèse. C'est ainsi que chez le triton (JANSSENS, 01) les deux cinèses se suivent durant l'été sans l'intervention d'aucun repos, tandis qu'au printemps l'intercinèse est plus longue et marquée même par un stade où les chromosomes seraient indistincts. Il est bien évident que la signification des cinèses de maturation ne varie pas d'après les saisons, et que, par conséquent, au printemps aussi bien qu'en été, et quel que soit le degré de repos, les chromosomes persistent dans leur autonomie intégrale.

Il est clair, ici comme dans les végétaux, que le « *repos intercinétique* » est une disposition accessoire, sujette à varier, mais qui n'influence pas le cours essentiel des cinèses.

3. Il ne nous reste donc à trancher que la *seconde question* : quelle est la *valeur* des *moitiés constitutives de chaque chromosome II prophasique*, FIG. 41 et 44? Représentent-elles les moitiés longitudinales des chromosomes-filles I?

Il faut rappeler avant tout que, dans plusieurs cas, il est tout à fait évident que les moitiés longitudinales anaphasiques se maintiennent distinctement pendant l'intercinèse et constituent les deux branches des chromosomes-mères II, FIG. 43 et 44 de KINGSBURY. Dans d'autres objets

(triton), il arrive que les chromosomes s'alvéolisent plus ou moins considérablement. Mais néanmoins, *dès que les chromosomes II apparaissent à la prophase*, ils sont composés de deux branches et présentent un aspect identique à celui des chromosomes-filles I à la fin de l'anaphase ; il est donc certain, là aussi, que les branches des chromosomes II sont les moitiés longitudinales anaphasiques des chromosomes-filles I. Il n'y a que la salamandre et l'*Amphiuma* où MEVES et MAC GREGOR aient décrit une disparition, durant l'intercinèse, de la division longitudinale anaphasique.

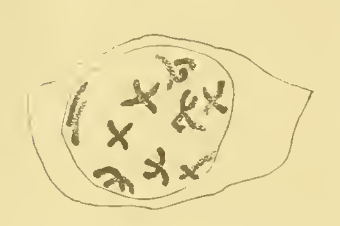


FIG. 44. Chromosomes II prophasiques dans *Desmognathus* (KINGSBURY, 02).

En présence de ces faits, il nous semble évident que, même en admettant la rectitude des observations de MEVES et de MAC GREGOR, il faudrait appliquer encore une fois les considérations générales auxquelles nous avons fait plusieurs fois appel, et expliquer les cas moins clairs à la lumière des objets plus typiques. Il faudra donc dire que, dans la salamandre et dans l'*Amphiuma*, les moitiés longitudinales anaphasiques, bien que devenues indistinctes, n'ont cependant pas perdu leur autonomie. Ce sont elles qui redeviennent distinctes lors de la division longitudinale *apparemment nouvelle* des chromosomes prophasiques II (v. p. 251).

Un rapprochement des moitiés longitudinales anaphasiques suffisant pour les rendre indistinctes n'a d'ailleurs rien d'étonnant ni de malaisé à interpréter, ainsi que nous l'avons dit plus haut (p. 251).

Nous pouvons donc conclure que les chromosomes-filles I sont conservés, durant l'intercinèse, dans leur autonomie intégrale, qu'ils se dédoublent à la métaphase II en leurs moitiés longitudinales anaphasiques et que, par conséquent, *la spermatogénèse des Batraciens s'accomplit d'après le mode hétérohoméotypique* (v. p. 254).

CHAPITRE DEUXIÈME.

Insectes.

Un grand nombre d'auteurs ont étudié la spermatogénèse dans ce groupe. Les discordances sont très importantes et paraissent irréductibles. Nous allons voir néanmoins que, *pour la seconde période* (v. p. 223), le désaccord n'est pas définitif et que même on peut arriver à l'unité. Nous classerons les descriptions en plusieurs groupes.

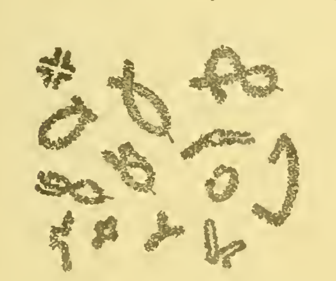
Premier Groupe : ORTHOPTÈRES.

Nous commencerons par l'examen des observations de Mac Clung (00, 02) sur *Hippiscus*, *Orchesticus*, *Anabrus* et d'autres genres, de de Sinéty (01) sur *Orphania denticauda*, *Stenobothrus parallelus* et *vagans*, *Œdipoda miniata* et *Nemobius sylvestris*, de Sutton (03) sur *Brachystola magna*, de Farmer-Moore (03) sur *Periplaneta*.

§ 1. Première cinèse.

Tous les auteurs sont d'accord au sujet de la constitution des chromosomes I, quelque temps avant leur mise au fuseau. Tous y ont reconnu les formes classiques : deux branches ou parallèles, ou croisées, ou entrelacées, ou bien encore disposées en forme d'anneaux ou de **V**, fig. **45** et fig. **48** [1]. De plus, tous les auteurs décrivent dans chacune de ces branches une division longitudinale.

Le désaccord commence au sujet de l'insertion des chromosomes au fuseau et au sujet de la première anaphase. D'après de Sinéty et Farmer-Moore, les *deux branches* chromosomiques sont, à la métaphase, *superposées* l'une à l'autre (v. p. 232-3). Elles se séparent l'une de l'autre vers les pôles et achèvent, à une anaphase plus ou moins avancée, la division longitudinale qui s'est ébauchée à la prophase.


Fig. 45. Chromosomes prophasiques I dans l'*Orchesticus* (Mac Clung, 02).

Au contraire, d'après Mac Clung et Sutton, les deux branches de chaque chromosome se trouvent insérées en juxtaposition (v. p. 232-3). Elles sont situées toutes deux à un même niveau, dans le plan équatorial. Le chromosome total ainsi inséré se clive dans le plan équatorial en ses deux moitiés longitudinales, chacune ayant la même forme que le chromosome total, et ce sont ces moitiés longitudinales qui se séparent vers les pôles sans montrer, durant l'anaphase, aucun phénomène spécial.

Sutton n'insiste pas sur cette description qu'il se contente d'énoncer, mais Mac Clung s'efforce de l'établir et nous devons, avant d'entamer la discussion, exposer avec plus de détails son interprétation.

[1] On rencontre toutefois des formes spéciales, des chromosomes en croix. Nous devrons y revenir plus loin, à la fin du chapitre sur les Insectes.

Les FIG. **45** et **46**, *a*, montrent les chromosomes de l'*Orchesticus* peu de temps avant la fin de la prophase. Ils sont constitués de deux branches, dont chacune est divisée longitudinalement. A la fin de la prophase, les moitiés longitudinales se rapprochent intimement dans chaque branche de manière à devenir indistinctes, FIG. **46**, *b*. Il y a plus : on voit s'effacer complétement la démarcation transversale entre les deux branches, c'est-à-dire la distinction de celles-ci au point où elles sont aboutées, FIG. **46**, *c*. Le chromosome total prend ainsi la forme d'un bâtonnet allongé et indivis.

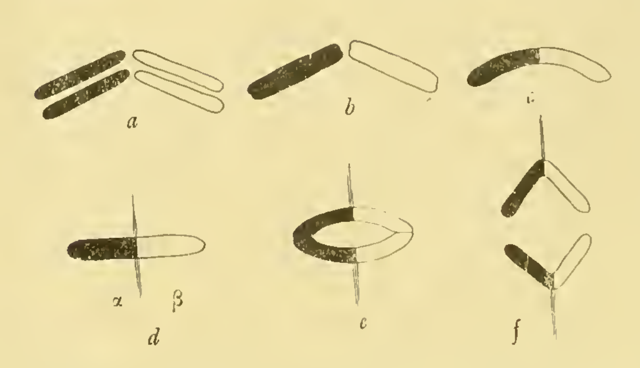


FIG. 46. Schéma des mouvements chromosomiques, dans l'hypothèse de MAC CLUNG (original).

C'est ce bàtonnet qui se place au fuseau, en s'y attachant de la façon indiquée par la FIG. **46**, *d*, en sorte que les deux branches primitives α et β se trouvent, au même niveau, dans le plan équatorial. Puis, sans que la fente longitudinale, — qui existe voilée dans chaque branche [1], — reparaisse clairement, on voit les deux moitiés longitudinales de tout le chromosome, — dont chacune est elle-même formée de deux branches, — se rendre vers les pôles, FIG. **46**, *e* et *f*, où elles vont passer rapidement au second fuseau.

Cette interprétation, MAC CLUNG l'appuie sur deux faits (00, p. 83 et 02, p. 217). *D'abord*, l'auteur observe, dans une même mitose, toute la série des formes chromosomiques qui indique, selon lui, le mouvement graduel de séparation des deux moitiés longitudinales, FIG. **47**. *Ensuite*, l'auteur, — sans apporter toutefois de figures correspondantes, — dit avoir constaté « l'insertion juxtaposée » (v. p. 232) pour les formes en anneau ou en boucle.



FIG. 47. Figure de MAC CLUNG (00) destinée à montrer les stades successifs de la séparation des deux moitiés longitudinales dans un chromosome.

Telles sont les deux interprétations en présence pour la première cinèse des orthoptères. Voyons-en maintenant la valeur.

---

[1] Dans notre schéma, nous avons, pour faire mieux saisir la *portée* de l'opinion de l'auteur, indiqué en *e* la réapparition de la fente longitudinale. Pour rendre correctement la pensée de MAC CLUNG, il faut dans notre schéma remplacer *e* et *f* par toute la FIG. **47**.

1. Il est d'abord certain que l'interprétation de DE SINÉTY et de FARMER-MOORE est la seule légitime pour leurs objets et cela aussi bien concernant l'insertion que touchant les formes anaphasiques.



FIG. 48. Chromosomes I prophasiques de *Orphania denticauda* (DE SINÉTY, 01).



FIG. 49. Insertion des chromosomes I dans *Orphania denticauda* (DE SINÉTY, 01).



FIG. 50. Formes définitives des chromosomes I et début de métaphase dans *Stenobothrus* (DE SINÉTY, 01).

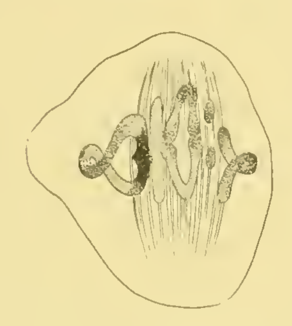


FIG. 51. Métaphase I dans *Stenobothrus* (DE SINÉTY, 01).

En premier lieu, l'insertion est clairement en superposition. Les FIG. **48** et **49**, **50** et **51** (empruntées à DE SINÉTY), tout à fait semblables à celles des végétaux et des batraciens, sont d'une grande netteté. On remarquera surtout, dans la FIG. **49** et aussi dans la FIG. **52**, les chromosomes en boucle insérés non pas par le coude, mais par leurs extrémités libres, de façon à orienter les deux branches vers deux pôles différents. De telles dispositions contredisent directement l'interprétation de MAC CLUNG. — De plus, les formes anaphasiques en bâtonnets recourbés ou en **V** caudés (p. 237), FIG. **53**, s'opposent aussi à cette interprétation. En effet, l'hypothèse

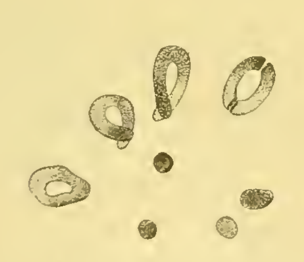


FIG. 52. Métaphase I d'*Œdipoda*, en vue polaire. Les boucles tournent leur coude vers l'extérieur (DE SINÉTY, 01).

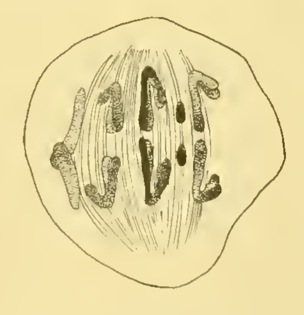


FIG. 53. Division longitudinale anaphasique dans *Stenobothrus* (DE SINÉTY, 01).

de MAC CLUNG requiert pour *tous* les bâtonnets une *insertion médiane* (v. p. 235). Or, les formes anaphasiques dont nous venons de parler supposent nécessairement une insertion *intermédiaire* (v. p. 235).

En second lieu, il n'y a pas à douter de l'existence d'une *division longitudinale anaphasique* (v. p. 236) dans les objets étudiés par DE SINÉTY et FARMER-MOORE. Ici encore, trois types de formes anaphasiques, des **V** simples, des **V** caudés, des **V** doubles (v. p. 236-7), correspondent à trois types d'insertion métaphasique, FIG. **53**. Cela a été établi nettement par DE SINÉTY (¹). — Rappelons d'ailleurs que DE SINÉTY a observé très nettement, dès la prophase, la division longitudinale des branches chromosomiques.

2. Il est donc certain que l'interprétation de DE SINÉTY et de FARMER-MOORE s'applique aux objets que ces auteurs ont étudiés. Mais il y a plus : nous pensons que l'explication de MAC CLUNG et de SUTTON ne s'applique même pas aux animaux qui ont fait l'objet de leurs études.

La description et l'interprétation de MAC CLUNG présentent de grandes lacunes.

a) En premier lieu, même en admettant que la FIG. **46**, *d*, ou **47**, *a*, représente bien la forme de *tous* les chromosomes au moment de leur mise au fuseau, il faudrait encore, pour établir l'hypothèse de MAC CLUNG, démontrer que, dans ces formes, les deux moitiés transversales α et β représentent bien les deux branches, parallèles ou croisées, des chromosomes de la FIG. **45** : *toute l'interprétation de* MAC CLUNG *repose, en effet, sur ce point.* Or, cette démonstration, MAC CLUNG ne la fournit pas.

D'abord, l'auteur ne dessine pas, — ce qu'il faudrait faire, — *les stades de transition* entre les chromosomes de la FIG. **45** et ceux de la FIG. **47**, *a* : en d'autres termes, il ne montre pas les différents stades de la sériation qui est représentée dans notre FIG. **46**, *a-d*, *sériation supposée par son interprétation.*

De plus, l'argument puisé par l'auteur (v. p. 263) dans la considération des différentes formes par lesquelles passerait un même chromosome, au cours de la métaphase, est sans valeur pour démontrer son interprétation. En effet, les formes seraient les mêmes dans le cas où la première métaphase séparerait vers les pôles les deux branches constitutives des chromosomes de la FIG. **45**.

Enfin, quant à l'argument que fourniraient les chromosomes en anneau, il faut remarquer que l'auteur ne figure nulle part l'insertion d'un

(¹) Il faut remarquer que MAC CLUNG (02), dans sa critique du mémoire de DE SINÉTY, n'a pas révoqué en doute cette division longitudinale. — Ces pages étaient rédigées lorsqu'a paru le mémoire *in extenso* de FARMER-MOORE (04), démontrant encore la division longitudinale anaphasique dans *Periplaneta*.

de ces chromosomes. Au contraire, DE SINÉTY a vu nettement ces chromosomes annulaires insérés *en superposition*, c'est-à-dire en rattachant une branche à un pôle, et l'autre branche à l'autre pôle, FIG. **49** et **52**.

b) *En second lieu*, l'auteur ne démontre pas que la FIG. **47**, *a*, représente le mode d'insertion *uniforme* de *tous* les chromosomes et que les diverses formes métaphasiques d'une même cinèse correspondent aux stades successifs par lesquels passe *chacun* des chromosomes. On pourrait considérer tout simplement que ces formes variées sont, ici comme ailleurs, le résultat des divers modes d'insertion présentés par les différents chromosomes d'une même couronne équatoriale. C'est ainsi, en effet, que s'explique, dans les nombreux objets que nous avons déjà rencontrés et dans ceux que nous passerons encore en revue, la variété des formes métaphasiques. C'est ainsi, entre autres, qu'elle s'explique très nettement dans le cas des Orthoptères étudiés par DE SINÉTY et FARMER-MOORE.

En présence de ces lacunes, nous devons reconnaître que rien dans les observations de MAC CLUNG ne justifie l'interprétation de l'auteur pour les phénomènes de la métaphase I.

Mais nous irons plus loin et nous dirons que les figures de MAC CLUNG plaident en faveur de l'interprétation que nous avons vu jusque maintenant se vérifier pour les Végétaux, pour les Batraciens et pour divers Orthoptères.

En effet, d'une part, les figures prophasiques, FIG. **45**, et métaphasiques, FIG. **54**, de MAC CLUNG sont *absolument semblables*, malgré une coalescence assez prononcée des chromosomes, aux figures des Végétaux, des Batraciens et des autres Orthoptères. D'autre part, dans ces derniers objets, les figures sont *très claires*, montrent constamment *la distinction entre les branches chromosomiques* et permettent, par conséquent, de suivre leur évolution; tandis que les figures de MAC CLUNG, — prises peut-être à une trop petite échelle, — montrent des chromosomes extrêmement difficiles à étudier par suite du rapprochement étroit de leurs parties constitutives. Cela étant, — et étant donné de plus que l'interprétation de MAC CLUNG est dépourvue de tout appui, — il nous semble *nécessaire* d'interpréter les figures de l'auteur à la lumière des observations semblables, mais *infiniment plus claires*, faites sur d'autres objets et entre autres sur des objets voisins

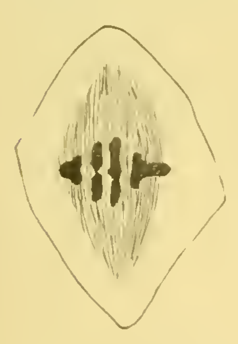


FIG. 54. Métaphase I dans l'*Hippiscus* (MAC CLUNG, 00).

de ceux qu'a étudiés Mac Clung. Et il nous semble certain, d'abord, que, dans les chromosomes de *la fin de la prophase*, fig. 47, *a*, les deux branches primitives, — celles de la fig. 45, — sont, non pas aboutées, mais placées parallèlement l'une à l'autre; ensuite, que ces branches se superposent l'une à l'autre à l'équateur, et par conséquent se séparent l'une de l'autre vers les pôles; enfin, que le point d'attache au fuseau est variable d'un chromosome à l'autre et n'est pas, uniformément pour tous, le point médian. Tout cela résulte de la comparaison des figures de Mac Clung avec celles, beaucoup plus claires, des autres auteurs.

En ce qui concerne Sutton, il faut faire plusieurs remarques : d'abord, l'auteur ne fait qu'énoncer son hypothèse sans l'appuyer d'aucun document. Sutton, en effet, ne donne aucune figure de la métaphase, et c'est grand dommage, car la beauté des figures prophasiques du *Brachystola* semble promettre des figures métaphasiques fort instructives. Ensuite, la ressemblance frappante des chromosomes du *Brachystola*, non seulement avec ceux des Orthoptères étudiés par de Sinéty, mais aussi avec ceux des Végétaux et des Batraciens, justifie complétement l'application au *Brachystola* de l'interprétation si clairement démontrée pour les autres groupes que nous venons de citer.

§ 2. Intercinèse et seconde cinèse.

En ce qui concerne l'intercinèse et la seconde cinèse, les orthoptères sont très instructifs. Tous les auteurs ont observé une *transition directe* d'une mitose à l'autre. de Sinéty a constaté nettement que les chromosomes télophasiques I, toujours constitués de leurs deux moitiés longitudinales, s'installent immédiatement au second fuseau et s'y dissocient en leurs deux éléments, et il est évident que la seconde cinèse sépare dans chaque chromosome les moitiés longitudinales produites à la première anaphase.

Mac Clung et Sutton ont d'ailleurs observé que les chromosomes II ne subissent pas de division longitudinale, mais sont, dès le début, constitués de leurs chromosomes-filles.

Nous ne pouvons douter que les objets étudiés par Mac Clung et Sutton doivent s'interpréter comme ceux qu'a observés de Sinéty.

Nous conclurons donc que le schéma *hétérohoméotypique* s'applique certainement à plusieurs orthoptères. Le processus *postréductionnel* n'est démontré pour aucun de ceux dont nous parlons maintenant, et même l'ap-

plication à eux tous du schéma hétérohoméotypique est l'hypothèse de loin la plus probable.

Nous passons maintenant à examiner d'autres descriptions ayant trait aux orthoptères. Cet examen va confirmer la conclusion que nous venons d'émettre.

Gryllotalpa (VOM RATH, 92).

Le travail de VOM RATH est connu. L'auteur y dessine, à la fin de la prophase, FIG. 55, des *tétrades* remarquables, constituées de quatre chromatides sphériques très éloignées les unes des autres. Ces groupes quaternes se dédoublent au premier fuseau, FIG. 56, en deux dyades et celles-ci à leur tour se dissocient durant la seconde cinèse en leurs deux chromatides.



FIG. 55. Tétrades du *Gryllotalpa* (VOM RATH, 92).

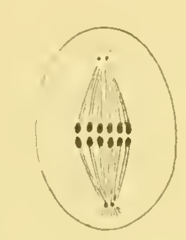


FIG. 56. Métaphase I dans le *Gryllotalpa* (VOM RATH, 92).

Il faut remarquer d'abord que, par elle-même, une telle description de cette période n'est pas incompatible avec le schéma de l'*hétérohoméotypie* (p. 253). Celui-ci serait, en effet, sauvegardé dans le cas où on admettrait que les deux éléments de chaque dyade prennent naissance par une *division longitudinale*. Par conséquent, si nous admettions la rectitude des *faits* décrits par VOM RATH, nous devrions renvoyer à notre seconde partie, — où nous parlerons de la formation des chromosomes, — la discussion de leur interprétation.

Mais nous croyons pouvoir dire que *les faits* ont été incomplétement observés par l'auteur et que le *Gryllotalpa* réclame de toutes nouvelles recherches.

Les tétrades de la FIG. 55 (de même d'ailleurs que tout l'ensemble du dessin) sont certainement schématisées à un très haut degré. Nulle tétrade, s'il en existe, ne montre cet écartement exagéré des éléments constituants [1].

La figure de la métaphase, FIG. 56, n'est pas moins schématique et est certainement fausse. L'auteur, en effet, représente et décrit une insertion

(1) Les portions achromatiques de cette figure sont tout à fait fantaisistes. Nous verrons, d'ailleurs, en plusieurs occasions, que l'auteur montrait une tendance prononcée à la schématisation.

indépendante de chacun des quatre éléments de la tétrade disposés en deux séries.

Enfin, il faut reconnaître que, *même en admettant les tétrades* et la *signification* que leur accorde vom Rath, il est totalement impossible de décider si ce sont les moitiés transversales ou les moitiés longitudinales qui se séparent à la première cinèse (¹).

Pour nous, étant donné que, dans un très grand nombre d'Orthoptères, plusieurs auteurs ont retrouvé les formes absolument typiques de chromosomes définitifs; étant donné, d'autre part, ce que nous savons sur les pseudotétrades, nous sommes certain qu'on retrouvera dans le *Gryllotalpa* les formes chromosomiques observées ailleurs. Et la même remarque s'applique aux figures de métaphase.

Nos observations sont d'autant plus légitimes que vom Rath dessine lui-même peu de temps avant la fin de la prophase, fig. 57, des chromosomes identiques à ceux des autres orthoptères et que, de plus, [ainsi que l'ont déjà fait remarquer Boveri (92) et Rueckert (94)], vom Rath passe sans transition des formes chromosomiques à deux branches de la fig. 57 aux formes à quatre granules de la fig. 58.



Fig. 57. Branches chromosomiques dans le *Gryllotalpa* (vom Rath, 92).



Fig. 58. Début des « tétrades » dans le *Gryllotalpa* (vom Rath, 92).

Nous nous croyons donc autorisé à conclure que l'étude du *Gryllotalpa doit être complétement reprise* et les résultats acquis pour les autres Orthoptères ne nous permettent pas de douter qu'on retrouvera là aussi le processus hétérohoméotypique.

Caloptenus femur rubrum (Wilcox, 95 et 96).

Wilcox a proposé pour le *Caloptenus* une interprétation toute spéciale. Les chromosomes définitifs seraient des tétrades en forme d'anneau. L'auteur conçoit ces tétrades, fig. 59, 60, comme formées de quatre *corpuscules-chromosomes* réunis par des *portions achromatiques* formées elles-mêmes d'un faisceau de fibres lininiennes.

(¹) Pour ces différentes raisons, nous n'avons jamais compris que l'on choisit si souvent, même dans d'excellents traités, les figures de vom Rath comme des figures typiques. Nous dirons franchement notre avis : on devrait definitivement bannir ces figures de toute étude de la question actuelle.

Le sens des cinèses dépend de l'*origine des « tétrades »*, que l'auteur décrit de la façon suivante.

Le noyau est d'abord occupé par douze segments en haltère, constitués chacun de deux corpuscules, — « *chromosomes* » terminaux, *a-b*, *c-d*, *e-f*, etc., « connected by a thread composed of numerous linin fibers ». Ces haltères s'associent deux à deux en 6 groupes, dont chacun prend la forme d'un anneau, FIG. 59 et 60. — Parfois, la différentiation des « chromosomes » terminaux est retardée jusqu'à la métaphase.



FIG. 59. Chromosomes I du *Caloptenus* (WILCOX, 95).

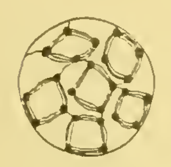




FIG. 60. Schémas de la formation et de la constitution des chromosomes I dans le *Caloptenus* (WILCOX, 95).

Au fuseau I, les anneaux se placent soit tangentiellement, soit radiairement. De plus, ils peuvent présenter soit l'aspect d'un carré, soit celui d'un losange. En tout cas, ce sont les segments *a-b*, *c-d*, c'est-à-dire les haltères primitives, qui se séparent l'un de l'autre, dans chaque chromosome, vers les pôles. A la seconde cinèse, ces dyades se dédoublent en leurs deux éléments. L'auteur considérant *chacun des quatre corpuscules* chromatiques d'un anneau, FIG. 59 et 60, comme *représentant un chromosome somatique*, il en résulte que, pour lui, les *deux* cinèses sont *réductionnelles*.

Après tout ce que nous avons vu au sujet des Orthoptères, on comprendra que cette description de l'auteur appelle bien des remarques, d'autant plus que, pour la plupart de ses figures, WILCOX s'est contenté d'un grossissement de 680, ce qui est trop faible.





FIG. 61. Schémas de la formation des chromosomes I dans *Caloptenus* (WILCOX, 95).

Voyons en premier lieu l'interprétation de l'auteur sur l'origine et la constitution des chromosomes I. On peut dire qu'elle n'est pas du tout établie par les figures et que celles-ci réclament une autre explication. En effet, aucun dessin ne montre les *douze* segments chromatiques *isolés* dont parle l'auteur. Dans les schémas 8 et 9 de WILCOX, p. 10, ici FIG. 61, on reconnaît au contraire très clairement 6 chromosomes montrant les deux branches parallèles ou entrelacées qu'on a observées partout. — Les figures 242 et 243, ici FIG. 59, contiennent les formes classiques en V, en X, en Y et en II. — Enfin, les anneaux définitifs

(même figure) n'ont pas non plus le sens que leur donne l'auteur. Les soi-disant « chromosomes » granulaires qu'il y montre font corps avec les deux rubans qui semblent les porter et sont simplement les portions terminales, plus renflées et plus colorées, de ces rubans. L'apparition de ces portions plus renflées ou plus colorées doit d'ailleurs tenir à des circonstances spéciales, car l'auteur montre lui-même des anneaux qui ne possèdent aucun aspect de tétrade, FIG. 62.




FIG. 62. Chromosomes I de *Caloptenus* (WILCOX, 95).

Ajoutons encore que les schémas 6 et 10 de l'auteur, FIG. 60, non seulement sont contredits par les figures réelles qui montrent des rubans et non des faisceaux de fibres, FIG. 59, mais que, de plus, ils sont impossibles à expliquer. Comment, en effet, se formeraient les deux ponts transversaux de fibres qui, à l'aide de deux segments parallèles, produiraient une figure carrée?

En second lieu, en ce qui concerne la métaphase I, nous ne trouvons dans les figures *réelles* de l'auteur rien qui justifie ses figures schématiques. Nous y trouvons simplement, à une échelle malheureusement trop restreinte, les formes ordinaires de chromosomes métaphasiques montrant la séparation des deux branches constitutives.

L'interprétation de WILCOX n'est donc *nullement démontrée* et se trouve contredite par les figures *réelles* de l'auteur. Ces figures rapprochent le *Caloptenus* des autres orthoptères, dont les cinèses plus claires et mieux analysées s'expliquent par le schéma hétérohoméotypique (v. p. 254).

Deuxième Groupe : HÉMIPTÈRES.

Pentatoma, etc... (MONTGOMERY, 98, 01, 02).

MONTGOMERY a étudié à plusieurs reprises la spermatogénèse dans de nombreux Hémiptères (98, 01_2, 02). Pour la période qui nous occupe ici, l'auteur se rattache au schéma hétérohoméotypique (v. p. 254). Il décrit des chromosomes en forme de « *dumbbell* », se plaçant au fuseau de façon à ce que la *constriction* soit dans le plan équatorial. Durant l'anaphase, les deux chromosomes-filles montrent eux-mêmes une constriction, qui est la réapparition d'une division longitudinale prophasique, et ce sont les deux moitiés de ce clivage qui se séparent au second fuseau.

Nous devons avouer que nous n'osons pas nous appuyer sans réserve sur les figures de MONTGOMERY, en faveur du schéma hétérohoméotypique [1]. Les aspects que l'auteur dessine d'une division longitudinale anaphasique sont opposés à tous les cas connus d'une semblable division. MONTGOMERY représente, en effet, dans les bâtonnets-filles une *constriction perpendiculaire à l'axe du fuseau*, figures 196 et 200. Or, partout ailleurs, la fente longitudinale anaphasique est parallèle à l'axe du fuseau.

Ces figures semblent d'ailleurs en contradiction avec l'interprétation de MONTGOMERY lui-même. D'après lui, la division longitudinale anaphasique serait la réapparition de la division longitudinale prophasique. Or, celle-ci, d'après l'auteur encore, traverse *dans toute sa longueur* le chromosome I et par conséquent chacune de ses branches-filles. Elle devrait donc réapparaître, à l'anaphase, sous la forme d'une fente traversant dans sa longueur le chromosome-fille et située par conséquent dans le plan axial du fuseau.



FIG. 63. Division longitudinale anaphasique dans le *Nabis* (MONTGOMERY, 02).

Néanmoins, nous pensons qu'en complétant la description de MONTGOMERY, on arrivera à établir définitivement pour ces objets le schéma hétérohoméotypique. Certaines figures de l'auteur, en effet, rappellent tout à fait les images caractéristiques et claires des autres tétradogénèses. De plus, MONTGOMERY n'a étudié les petits chromosómes des hémiptères qu'avec de trop faibles grossissements (1/12 × 6). Enfin, en 1902, dans le *Nabis*, l'auteur a vu plus nettement la division longitudinale anaphasique, FIG. **63**.

Anasa tristis (PAULMIER, 99).

PAULMIER décrit, à la fin de la prophase, des « *tétrades* » formées de quatre chromatides ovales fort rapprochées l'une de l'autre, FIG. **64**; ces tétrades montrent un grand et un petit axe : les deux branches longues représentent pour l'auteur deux moitiés longitudinales, coupées chacune par une fente transversale. — Les tétrades se placent au fuseau de façon à situer leur grand axe dans un plan méridien. — Elles se dissocient ensuite en deux dyades, en achevant ainsi la division transversale; les dyades, sans l'intervention d'aucun stade de repos, se partagent au second fuseau en leurs deux éléments, c'est-à-dire en *deux moitiés longitudinales*.

(1) Nous verrons que l'auteur est arrivé dans le *Peripatus* à des résultats plus complets.

Il faut d'abord remarquer que, dans sa conclusion finale, cette description se rattache au schéma hétérohoméotypique (v. p. 254). Si le processus des deux cinèses est bien tel que le décrit Paulmier, il n'y aurait qu'un point à vérifier pour juger de l'*interprétation* de l'auteur : c'est celui de savoir si la fente située dans le grand axe de la tétrade est bien une fente longitudinale. Nous devrions donc remettre à notre seconde partie, — où nous étudierons la genèse des chromosomes, — l'examen de l'opinion de Paulmier.

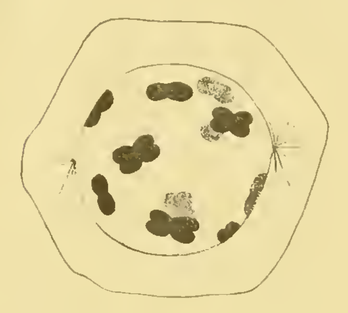


Fig. 64. « Tétrades » de l'*Anasa tristis* (Paulmier, 99).

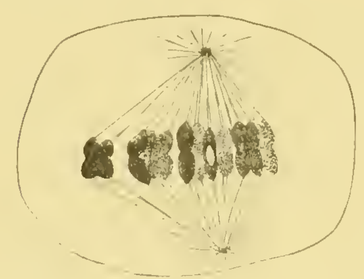


Fig. 65. Métaphase I dans l'*Anasa tristis* (Paulmier, 99).



Fig. 66. Chromosomes I prophasiques de l'*Anasa*, non encore définitifs (Paulmier, 99).



Fig. 67. Vue polaire de la métaphase I dans l'*Anasa* (Paulmier, 99).

Néanmoins, nous croyons devoir faire dès maintenant plusieurs réserves au sujet des figures et de l'interprétation de l'auteur, en ce qui concerne la seconde période (v. p. 223).

D'abord, Paulmier passe directement, sans aucune transition, de l'étape de la **fig. 66** à celle de la **fig. 64**. Par conséquent, même en admettant son interprétation de la **fig. 66**, — c'est-à-dire en admettant que, dans cette dernière figure, les chromosomes sont formés de deux branches longitudinales divisées transversalement, — il s'ensuit que l'on ne peut pas reconnaître sûrement dans les chromosomes de la **fig. 64** les parties constitutives de ceux de la **fig. 66**. On ne peut donc pas trancher le point de savoir quelle est, par rapport aux fentes des chromosomes de la **fig. 66**, la valeur des fentes des chromosomes de la **fig. 64**. Il y a donc là une lacune à combler.

De plus, le prétendu étranglement transversal des tétrades, **fig. 64**, nous semble bien peu de chose, pour qu'on puisse y découvrir réellement une division transversale. On pourrait voir simplement, dans cette figure, des branches chromosomiques en forme de biscuit un peu renflées à leurs extrémités. En d'autres mots, les tétrades de Paulmier ne sont peut-être qu'apparentes.

Enfin, l'auteur ne démontre nullement que les branches chromosomiques se couchent sur le fuseau, dans un plan méridien. Les figures métaphasiques, FIG. 65, s'expliquent aussi aisément si l'on admet que les deux longues branches de chaque chromosome se sont d'abord superposées l'une à l'autre au fuseau (V. FIG. 8, *e*), et se sont ensuite séparées l'une de l'autre vers les pôles (V. FIG. 8, *f*), ainsi que cela se passe dans tant d'objets très clairs. La FIG. 67 nous semble plaider pour cette interprétation. Elle paraît montrer les grandes branches placées, non pas *parallèlement*, mais *perpendiculairement* à l'axe du fuseau.

Pour ces raisons, nous ne pouvons considérer la description de PAULMIER, pour la seconde période, comme définitive et nous croyons que l'étude de l'*Anasa* doit aussi être reprise.

Syromastes (GROSS, 04).

Les chromosomes du *Syromastes* seraient constitués de quatre éléments de contour ovale. Les tétrades sont cependant plus longues que larges,



FIG. 68. Tétrades dans le *Syromastes* (GROSS, 04).



FIG. 69. Chromosomes I prophasiques du *Syromastes* (GROSS, 04).



FIG 70 Métaphase I dans le *Syromastes* (GROSS, 04).



FIG. 71. Métaphase I dans le *Syromastes* (GROSS, 04).

FIG. 68. L'auteur appelle dès ce moment *dyades* chacun des groupes binaires aboutés dans le sens du grand axe. Il considère comme *longitudinale* la fente qui sépare ces dyades l'une de l'autre, c'est-à-dire la fente qui est perpendiculaire au grand axe de la tétrade, et il tient pour *transversale* la fente qui sépare les deux éléments dans chaque dyade. Le premier fuseau sépare, vers les pôles, les deux dyades de chaque chromosome, FIG. 70. Durant l'anaphase ou même dès la métaphase, les deux éléments de chaque groupe binaire se resoudent l'un à l'autre, FIG. 72.



FIG. 72. Métaphase I dans le *Syromastes* (GROSS, 04).



FIG. 73. Métaphase II dans le *Syromastes* (GROSS, 04).

Après être demeurés quelque temps tassés aux pôles, les chromosomes reparaissent. Ils présentent une constriction transversale et montrent bientôt aussi un étranglement longitudinal. Ce sont les moitiés séparées par

l'étranglement transversal qui vont se séparer l'une de l'autre vers les pôles de la seconde figure, FIG. 73.

Quant aux rapports des chromosomes II avec ceux de la première cinèse, l'auteur les définit comme il suit : l'ébauche de division longitudinale observée dans les chromosomes II prophasiques correspondrait à la ligne de séparation des deux éléments des dyades anaphasiques I, c'est-à-dire à la ligne de division *transversale* séparant deux éléments que nous pouvons appeler *a* et *b*; puisque cette ébauche de division ne sert pas à la deuxième cinèse et que celle-ci, au contraire, se fait à l'aide d'une division transversale *nouvelle*, il en résulte que la seconde figure séparerait, non pas les moitiés transversales primitives *a* et *b*, mais des moitiés transversales du *complexus a-b*. La seconde cinèse serait ainsi *réductionnelle*, mais d'une *façon toute spéciale*.

Nous ne pouvons *en aucune façon* considérer cette description comme correspondant aux faits, surtout en ce qui concerne la seconde cinèse. Elle contient plusieurs lacunes importantes. L'auteur, d'ailleurs, n'a employé que des grossissements de 1000. Cela nous paraît trop faible pour l'étude de si petits chromosomes.

En raison surtout de la remarque que nous venons de faire, nous ne sommes pas du tout convaincu que les chromosomes I possèdent réellement la forme de tétrades. Nous avons vu plusieurs fois combien l'illusion est facile en cette matière. L'auteur d'ailleurs n'explique pas suffisamment les formes classiques en Y que montrent ses figures 38, 39, 43 (ici, FIG. 69).

Ensuite, des figures 44 à 50 (ici, FIG. 70), il ne ressort pas que le grand axe des « *tétrades* » soit placé parallèlement à l'axe du fuseau, ainsi que le pense l'auteur. On ne discerne plus dans ces chromosomes un grand et un petit axe. La FIG. 71 montre, d'ailleurs, fort nettement un chromosome se dissociant, au premier fuseau, en ses *deux longues branches*.



FIG. 74. Métaphase I du *Syromastes* (vue polaire) GROSS, 04).

De plus, les figures de l'auteur contiennent une contradiction : les figures 46-50 (ici, FIG. 70) (vue faciale), représentent les dyades placées tangentiellement au fuseau, tandis que la figure 51 (ici, FIG. 74) (vue polaire), les montre placées radialement.

Enfin, les chromosomes anaphasiques seraient en forme de sphères. Nous n'avons jamais vu semblables chromosomes et nous estimons qu'il faudrait étudier le *Syromastes* à l'aide de plus fortes lentilles.

La *seconde cinèse* est sujette à plus d'objections encore. La constriction

transversale et l'étranglement longitudinal décrits par Gross nous semblent bien peu de chose pour pouvoir appuyer des déductions aussi importantes que celles de l'auteur. Dans tous les objets, la distinction de deux moitiés constitutives, dans chaque chromosome II, est beaucoup plus nette. — De plus, le sens que l'auteur donne à la seconde cinèse, comparativement à la première, n'est pas du tout démontré. Gross suppose que l'ébauche d'étranglement longitudinal des chromosomes II rappelle la fente des dyades I et que la constriction transversale de ces bâtonnets II est de nouvelle formation. Nous ne voyons *rien* dans les figures qui justifie cette interprétation.

Nous croyons donc pouvoir conclure que les observations de Gross sur le *Syromastes* n'ébranlent pas le schéma hétérohoméotypique et que cet objet réclame de toutes nouvelles recherches [1].

Pyrrhocoris (Henking, 91).

D'après Henking (91), dans le *Pyrrhocoris*, le noyau contiendrait, à la fin de la prophase, non pas $\frac{n}{2}$ (12) chromosomes complets, mais le nombre normal n (24). Ces chromosomes, en forme de sphères, se rangeraient à l'équateur en deux niveaux. Chaque noyau-fille hériterait donc 12 chromosomes complets qui, à la seconde métaphase, subiraient une division probablement longitudinale.

Cette description, si elle répondait aux faits, s'allierait aisément avec le schéma hétérohoméotypique. Cependant, en présence des nombreux travaux qui ont paru jusqu'à cette heure sur les insectes et dont *aucun* n'a décrit, à la fin de la prophase, la présence du *nombre normal* de *corps chromosomiques* isolés, on comprendra que nous estimions nécessaire d'étudier à nouveau cet objet.

D'ailleurs, les figures mêmes de l'auteur n'appuient aucunement son interprétation. Le seul argument résiderait dans le fait que, à la fin de la prophase, l'auteur aurait observé plus de 12 « corps chromosomiques » isolés. Or, nous devons avouer que cela ne nous semble pas ressortir des figures.

[1] Il importe de remarquer l'attitude réservée gardée par Haecker (04_2) à l'endroit des observations de Gross, bien que cependant celles-ci paraissent confirmer son interprétation du *Cyclops brevicornis*.

Troisième Groupe : COLÉOPTÈRES.

L'interprétation de Holmgren (01) pour la spermatogénèse de *Silpha* se rapproche de celle de Paulmier. Les chromosomes ont, d'après l'auteur, la forme d'anneaux allongés et constituent des „tétrades", fig. 75. Ils se couchent sur le fuseau, leur grand axe étant parallèle à l'axe de figure, fig. 76, *a*, puis les anneaux s'ouvrent soit d'un seul côté (toute la fig. 76), soit de deux côtés. Dans le premier cas, la moitié détachée se retire d'abord vers les pôles, fig. 76.



Fig. 75. Chromosomes I définitifs de *Silpha* (Holmgren, 01). Prétendues tétrades.

Au diaster, chaque chromosome prend la forme d'un biscuit; la constriction transversale du biscuit correspond au point de courbure des demi-anneaux métaphasiques, fig. 76, *a*, maintenant redressés. Les chromosomes-filles I se placent au fuseau II de façon à situer leur étranglement dans le plan équatorial, et les deux moitiés délimitées par cet étranglement se séparent vers les pôles.

D'après l'auteur, la fente placée dans le grand axe des anneaux primitifs I, fig. 75, c'est-à-dire la fente qui sépare les deux branches de chaque demi-anneau métaphasique, fig. 76, *a*, correspond à une division longitudinale. C'est cette fente qui s'achève à la seconde cinèse et, par conséquent, celle-ci est équationnelle.

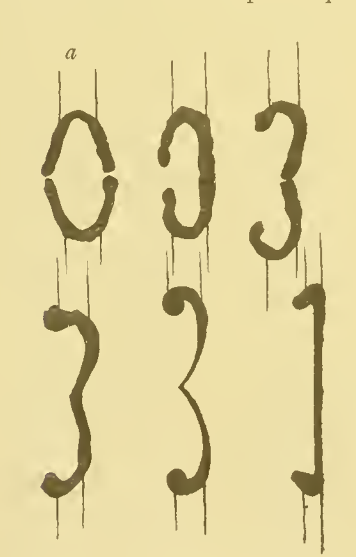


Fig. 76. Ouverture graduelle des anneaux à la métaphase I dans *Silpha*, d'après Holmgren (01).

Cette description est encore, dans sa conclusion finale, conforme au schéma hétéro-homéotypique (v. p. 254). Néanmoins, nous devons garder vis-à-vis d'elle la même attitude de réserve que nous avons prise à l'égard des descriptions de Montgomery et de Paulmier.

D'abord, les chromosomes I ne sont pas des tétrades; ce ne sont même pas toujours des anneaux allongés, ainsi que le dit l'auteur, mais simplement des chromosomes à deux branches, fig. 75, *a*.

Ensuite, *rien* ne démontre que les anneaux couchent leur grand axe sur le fuseau, parallèlement à l'axe de figure; en d'autres termes, rien ne démontre que les anneaux métaphasiques, fig. 76, *a*, soient simplement les „anneaux"

prophasiques, couchés sur le fuseau. L'auteur passe, en effet, sans transition, d'un stade prophasique, FIG. 75, à un stade métaphasique avancé, FIG. 76. Il n'a pas observé le véritable stade de l'insertion des chromosomes au fuseau.

De plus, les formes métaphasiques s'expliquent en partie, il est vrai, par une adhérence inégale entre les extrémités équatoriales des chromosomes-filles, mais elles sont dues aussi à des insertions diverses (v. p. 235).

Enfin, comme preuve de son interprétation de la seconde cinèse, l'auteur ne donne qu'une figure métaphasique. Cela est insuffisant.

Devant ces lacunes, on conçoit qu'on ne puisse pas considérer cet objet comme élucidé. Pour notre part, nous retrouvons dans les figures de HOLMGREN les aspects prophasiques et métaphasiques si souvent décrits pour une foule d'objets, et nous ne doutons pas que le *Silpha* ne doive s'interpréter de la même façon que les Orthoptères d'après DE SINÉTY et FARMER-MOORE.

Avant d'abandonner les Insectes, il nous faut dire un mot de certaines formes chromosomiques spéciales qu'on rencontre dans ce groupe, nous voulons parler des chromosomes prophasiques en forme de « *croix* ». Nous désignons par là non pas les chromosomes en X, formés de deux branches croisées, mais des chromosomes constitués de 4 éléments, dont chacun possède la forme d'un bâtonnet coudé à angle droit en un point variable de sa longueur et qui se trouvent juxtaposés en un seul plan, en tournant tous leur angle vers un même point, FIG. 45, 50, 66, 70, et de façon à prendre, dans l'ensemble, la forme d'une croix à bras égaux ou à bras inégaux. Ces formes chromosomiques, il faut le remarquer, se trouvent toujours mélangées dans un même noyau hétérocytaire aux formes plus ordinaires comportant deux branches parallèles ou croisées.

Nous avons préféré ne pas nous arrêter, dans notre révision des travaux sur les insectes, à ces chromosomes en croix. Deux questions, en effet, se posent à leur sujet : d'abord, quelles sont, dans ces chromosomes, les parties qui correspondent aux deux branches constitutives des chromosomes ordinaires; ensuite, comment se comportent-ils à la métaphase I? Or, le premier de ces points relève de notre seconde partie, et, en ce qui concerne le second, il ne peut subsister le moindre doute que ces chromosomes se comportent, à la métaphase I, comme tous les autres chromosomes, c'est-à-dire qu'ils s'y dissocient en deux parties qui sont homologues des deux branches constitutives des chromosomes typiques. L'unité dans tous ces phénomènes est trop

profonde et trop générale pour que les différents chromosomes d'un même noyau puissent évoluer de façons essentiellement diverses [1].

CHAPITRE TROISIÈME.

Protrachéates.

Peripatus balfouri (MONTGOMERY, 01).

Nous avons vu plus haut que MONTGOMERY n'a donné qu'une description trop sommaire de la spermatogénèse dans les Hémiptères, et qu'il n'y a pas suffisamment établi son interprétation, le schéma hétérohoméotypique (v. p. 254).

Chez le *Peripatus*, l'auteur (01) a étudié avec plus de détails la spermatogénèse, et ses figures montrent plus nettement certains traits du processus hétérohoméotypique. On y reconnaît les formes classiques des chromosomes prophasiques, FIG. **77**, l'insertion *en superposition*, c'est-à-dire le rattachement à deux pôles différents des deux branches constitutives de chaque



FIG. 77. Chromosomes I définitifs dans le *Peripatus balfouri* (MONTGOMERY, 01).



FIG 78. Insertion en superposition dans le *Peripatus* (MONTGOMERY, 01).

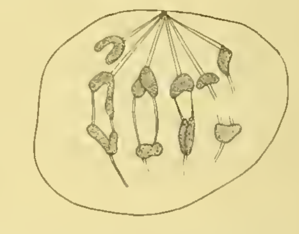


FIG. 79. Anaphase I dans le *Peripatus* (MONTGOMERY, 01).

chromosome, FIG. **78**, les différentes façons d'insertion chromosomique (v. p. 235), FIG. **78**, enfin, — bien que d'une façon incomplète, ainsi que nous allons le dire, — la division longitudinale anaphasique (v. p. 236), FIG. **79**. Le passage de la première cinèse à la seconde y est *direct* et il n'y a pas de doute que les deux branches de chacun des chromosomes II représentent bien les deux moitiés longitudinales anaphasiques de la première cinèse. Le *Peripatus* s'adapte donc, ainsi que le conclut MONTGOMERY, au schéma hétérohoméotypique.

---

(1) Pendant que ces pages sont à l'impression, nous recevons le nouveau mémoire de MONTGOMERY, sur la spermatogénèse de *Syrbula* (Orthoptère) et de *Lycosa* (Arachnide). L'auteur décrit les phénomènes d'après le schéma hétérohoméotypique. Il confirme donc, en ce qui concerne le *Syrbula*, les conclusions auxquelles sont arrivés DE SINÉTY et FARMER-MOORE pour les Orthoptères, et il contredit, en ce qui touche la seconde période, la description de MAC CLUNG et de SUTTON.

Nous ferons toutefois une remarque au sujet des figures de l'auteur pour la première anaphase. La FIG. **78** montre nettement, ainsi que nous venons de le dire, qu'il y a différentes insertions dans le *Peripatus*. Or, s'il en est ainsi, on doit trouver à l'anaphase différents types de chromosomes-filles longitudinalement divisés, non seulement des **V** simples, mais aussi des **V** caudés et des **V** doubles (v. p. 236-7). Or, les figures de l'auteur ne montrent aucun chromosome-fille de ces deux dernières formes. C'est pourquoi nous ne considérons pas encore comme *définitivement* démontrée dans cet objet l'existence de la division longitudinale anaphasique.

CHAPITRE QUATRIÈME.

Crustacés.

Cyclops strenuus (LERAT, 02).



FIG. 80. Metaphase I dans le *Cyclops strenuus* (LERAT, 02).



FIG. 81. Chromosomes-filles de l'anaphase I dans le *Cyclops strenuus* (LERAT, 02). Division longitudinale anaphasique.

LERAT (02) a étudié la spermatogénèse dans le *Cyclops strenuus*. Il n'a pu trouver malheureusement que des figures de la première cinèse. Mais elles montrent très clairement les différentes insertions chromosomiques (v. p. 235), FIG. **80**, ainsi que la division longitudinale anaphasique (v. p. 236-7), FIG. **80** et **81**. Il n'y a donc pas de doute que la spermatogénèse du *Cyclops strenuus* s'accomplit d'après le schéma hétérohoméotypique (v. p. 254).

Astacus fluviatilis (PROWAZEK, 01 et 02).





FIG. 82. Prétendues tétrades de l'*Astacus* (PROWAZEK, 01).

Dans l'*Astacus*, PROWAZEK (01 et 02) décrit des » recht deutliche Bilder von Vierergruppen «, que l'auteur conçoit à la façon de RUECKERT. Il nous paraît évident que les figures chromosomiques de PROWAZEK ne montrent que les formes habituelles, constituées

de deux branches *continues* diversement disposées l'une par rapport à l'autre, FIG. 82, et qu'elles ne sont que de fausses tétrades ([1]).

Oniscus asellus (NICHOLS, 01).

Dans l'*Oniscus asellus*, NICHOLS (01) admet que la première cinèse sépare les deux branches constitutives de chaque chromosome. En ce qui concerne la seconde cinèse, l'auteur ne peut trancher la question de savoir s'il s'y produit une division longitudinale ou bien une division transversale des chromosomes.

La description de NICHOLS est donc tout à fait incomplète *pour ce qui touche à la période que nous étudions dans notre première partie.* L'*Oniscus* constitue d'ailleurs, — nous avons eu nous-même l'occasion de le constater, — un objet d'une étude extrêmement difficile.

Un seul point semble ressortir des figures de l'auteur : c'est que ce sont les deux branches chromosomiques qui se séparent à la première cinèse.

Homarus vulgaris (LABBÉ, 04).

Le travail de LABBÉ (04) concerne toute la maturation. Voici d'abord la description assez étrange de l'auteur, concernant ce que nous appelons ici la seconde période (v. p. 223). Les chromosomes I du homard sont, à un moment donné de la prophase, constitués de deux branches disposées en V, en X, etc. Ces branches ont montré à un stade précédent une division longitudinale. Chacun des chromosomes devient bientôt une vésicule ovalaire (protétrade), qui « se transforme en tétrade » par condensation de la chromatine en deux, trois ou d'emblée en quatre » granules chromatiques intensément colorables qui forment un quaterne » régulier ». Ces tétrades constituent au fuseau I une « figure équatoriale en couronne », et chaque granule montre l'indice d'une division perpendiculaire au plan équatorial, division que l'auteur considère comme l'indice d'une deuxième division longitudinale préparatoire à la seconde cinèse. A la seconde figure, « les dyades se placent dans le plan fusorial, leur grand » axe étant perpendiculaire au plan équatorial; chaque granule étant divisé » en deux, elles semblent des microtétrades. A la télophase, les sperma- » tides sont séparées par un pont fusorial; les noyaux réniformes montrent

([1]) Pour le reste des cinèses, les figures trop serrées et presque indéchiffrables ne fournissent aucun renseignement.

« encore les microdyades dont chacune doit représenter un demi-chromo-« some. »

L'auteur conclut que la première division longitudinale (celle de la prophase I), aussi bien que la seconde (celle de la métaphase I) sont inutiles. Elles sont indépendantes de la formation des tétrades et ne semblent qu'une sorte de rappel de ce qui se passe dans les cinèses ordinaires.

Cette étude renferme vraiment trop de lacunes pour pouvoir servir de base à une interprétation *quelconque* et surtout pour appuyer une explication qui ferait du homard une *exception unique* parmi tous les organismes. Avant tout, en l'absence de figures et étant données, d'autre part, les formes chromosomiques de l'*Astacus*, FIG. 82, nous nous permettons de douter de l'existence dans le homard de tétrades véritables, formées de granules isolés. De même, rien ne démontre que les étranglements observés par l'auteur dans les chromosomes des métaphases I et II aient une signification *quelconque*. Rien surtout ne prouve qu'il s'agisse là d'une division longitudinale ébauchée.

Mais même si on admettait tout cela, il faudrait reconnaître que l'*interprétation* de l'auteur, pour la marche des cinèses, est sans appui.

D'abord, l'auteur ne touche même pas le point fondamental des rapports entre les quatre corpuscules des soi-disant tétrades et les deux branches primitives des chromosomes. — De même, il ne donne aucun renseignement sur le mode d'insertion des chromosomes à l'équateur I, ce qui serait absolument indispensable pour élucider la valeur respective des deux cinèses. — L'auteur « *ne pense pas* » que la division longitudinale ébauchée dans les chromosomes à la métaphase I soit un vestige de la première division longitudinale prophasique. Il « *admettrait* » plutôt que c'est le début d'un second dédoublement longitudinal préparatoire à la seconde cinèse. Mais, de ces deux assertions, fondements de son hypothèse, l'auteur n'apporte aucune preuve. En ce qui concerne la seconde cinèse, l'auteur se contente encore une fois d'affirmer les relations qu'il admet entre les chromosomes II et les chromosomes I.

On voit donc que LABBÉ laisse sans démonstration tous les points qui auraient dû être élucidés pour pouvoir formuler son interprétation finale *si extraordinaire*. Cet objet est donc entièrement à réétudier.

Nous ajouterons d'ailleurs que, après avoir observé nous-même des coupes de testicule du homard, nous n'engageons personne à étudier, dans cet animal, les phénomènes des cinèses de maturation, en ce qui touche la seconde période.

CHAPITRE CINQUIÈME.

Myriapodes.

Ce groupe a été étudié par BLACKMAN (01) et par BOUIN et COLLIN (02) ([1]).

BLACKMAN n'a pas suivi de près, dans le *Scolopendra*, les figures chromatiques de ce que nous avons appelé la seconde période. Notons seulement que l'auteur observe, à la prophase, les formes caractéristiques de chromosomes hétérotypiques en V, en X, en Y ([2]), FIG. 83.



FIG. 83. Chromosomes I dans *Scolopendra* (BLACKMAN, 01).

BOUIN et COLLIN énoncent, au contraire, pour le *Geophilus*, des conclusions au sujet du problème actuel : les chromosomes I prophasiques en forme de « sphérules » se divisent transversalement en « deux granules », qui se séparent à la métaphase. Parvenues au pôle, ces granulations se soudent en un peloton continu qui, à la prophase II, se segmente en chromosomes pareils à des « grains minuscules ». Ceux-ci se disposent bientôt à l'équateur, où ils se divisent transversalement. Les auteurs ne considèrent toutefois comme certaine que la division transversale des chromosomes I. Celle des chromosomes II pourrait n'être que la réapparition d'une division longitudinale précédente. Les auteurs concluent que la réduction s'effectue probablement par deux divisions transversales.

Cette interprétation appelle plusieurs remarques. D'abord, si la description des auteurs est exacte, il faut reconnaître que cet objet est détestable pour l'étude du sujet actuel et qu'on n'en peut tirer de conclusions d'aucune sorte. En effet, il semble bien impossible de savoir si la division en deux d'une « sphérule » constitue une division transversale à mettre sur le pied de ce qu'on appelle ailleurs de ce même nom ; de plus, à la seconde cinèse, comment fixer la valeur de la bipartition d'une « granulation minuscule » ? L'objet, tel qu'il est décrit, serait donc à condamner au point de vue actuel. Mais nous pensons que la description des auteurs est incomplète et ne représente pas les données des figures réelles. D'abord, il faut se rappeler

([1]) Nous n'avons malheureusement pas pu prendre connaissance du dernier mémoire de BLACKMAN sur les Myriapodes : On the Chromatin in the Spermatocytes of Scolopendra heros ; Biol. Bull., Vol. V, 1903.

([2]) C'est bien à tort que l'auteur désigne les bâtonnets de la FIG. 83 sous le nom de « tétrades typiques ».

que BLACKMAN a observé, dans des objets tout voisins, les formes classiques de chromosomes, FIG. 83, possédant les deux branches typiques, et nous ne doutons pas qu'on les retrouvera dans le *Geophilus*. De plus, la FIG. 84, à laquelle les auteurs renvoient au sujet de la formation d'un peloton continu, ne montre vraiment rien d'un tel peloton. Elle en prouve plutôt l'absence. Enfin, dans la FIG. 85, on voit nettement les chromosomes II, non pas en



FIG. 84. Fin de l'anaphase I dans *Geophilus* (BOUIN-COLLIN, 02).

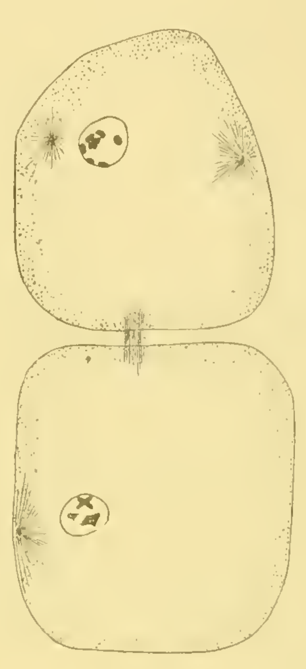


FIG. 85. Chromosomes II dans *Geophilus* (BOUIN-COLLIN, 02).

forme de granulations minuscules, mais constitués, dès la prophase, de deux branches rappelant les formes classiques.

Ces différentes points contredisent directement l'interprétation des auteurs. Ils ne sont cependant par eux-mêmes décisifs pour aucun schéma, et la conclusion à tirer de notre étude, c'est que, si on peut arriver à interpréter cet objet, ce sera dans une voie toute différente de celle qu'ont indiquée BOUIN et COLLIN.

CHAPITRE SIXIÈME.

Vers.

La spermatogénèse a d'abord été étudiée par CALKINS (95) dans le *Lumbricus*. D'après l'auteur, les chromosomes définitifs sont des tétrades formées de quatre chromatides granulaires. Ces tétrades se dédoublent,

à la première cinèse, en deux dyades, et celles-ci, à leur tour, se dissocient en leurs éléments à la seconde cinèse. L'auteur considère une des fentes de la tétrade comme longitudinale et l'autre comme transversale, mais il ne peut pas trancher la question de savoir si c'est la fente transversale ou la fente longitudinale qui est utilisée pour la première cinèse.

D'après la description de l'auteur, nous ne pouvons donc pas savoir si le *Lumbricus* vérifie le schéma postréductionnel ou s'il s'adapte au schéma hétérohoméotypique (v. p. 254). Et de fait, nous devons reconnaître avec Calkins que, si les choses se présentent bien ainsi qu'il le dit, il n'y a pas moyen de trancher dans cet objet la question actuelle. Nous pourrions donc ne pas nous arrêter plus longtemps au *Lumbricus*.

Nous tenons toutefois à faire une remarque au sujet des prétendues tétrades que l'auteur aurait observées. Les figures que Calkins donne pour les chromosomes définitifs s'interprètent tout aussi bien sans admettre cette constitution tétradique. Elles montrent simplement deux branches *continues*, un peu en forme de biscuit et parallèles ou croisées. Nous savons d'ailleurs que l'auteur applique assez facilement ce nom de tétrades à des chromosomes qui ne possèdent pas la structure quaternaire (v. p. 230-231). De plus, les figures d'anaphase ne montrent *vraiment rien* de dyades, mais simplement des branches bien continues.

Au sujet du *Lumbricus*, nous pouvons donc conclure que cet objet est ou bien à condamner complétement dans l'étude actuelle ou bien à examiner à nouveau.

Dans le *Sagitta bipunctata*, Stevens (03 et 04) n'a pu arriver à aucun résultat définitif en ce qui concerne la seconde période des cinèses de maturation.

L'auteur dessine, en 1904, des chromosomes I composés de deux branches. D'après l'interprétation qu'elle ne fait que proposer, les chromosomes ainsi constitués seraient, à la première cinèse, partagés en deux tronçons transversaux doubles et la seconde cinèse séparerait les deux branches des chromosomes-filles ainsi formés.

Stevens, nous le répétons, ne fait qu'indiquer cette interprétation, sans l'appuyer d'aucune figure. Nous ne nous y arrêterons donc pas et nous ferons simplement remarquer que nous ne connaissons aucun cas où les chromosomes I, — ainsi que cela devrait être dans l'interprétation de Stevens, — se placent au fuseau en orientant leurs deux branches parallèlement à l'axe de la figure.

CHAPITRE SEPTIÈME.

Bryozoaires.

Dans le *Pedicellina*, L. DUBLIN (05) décrit des chromosomes I définitifs constitués, comme ailleurs, de deux branches disposées en forme d'anneaux ou en forme de deux barres parallèles. Ces chromosomes s'insèrent au fuseau de façon à placer leur grand axe parallèlement à l'axe du fuseau lui-même. La première cinèse comporte donc une segmentation transversale de ces anneaux et de ces barres parallèles. Généralement, on ne reconnaît plus, durant l'anaphase, les deux moitiés constitutives de chaque dyade. Après un tassement polaire assez considérable, les chromosomes reparaissent sous la forme de bâtonnets montrant une constriction transversale, correspondant probablement à la fente qui séparait les deux éléments dans chaque dyade de la première anaphase. Ces chromosomes se placent au fuseau de façon à situer leur constriction transversale dans le plan de l'équateur, et à se dédoubler ainsi en leurs deux éléments.

Il faut ajouter que l'auteur considère comme une division longitudinale la fente qui sépare les deux branches parallèles ou les deux branches d'anneau dans les chromosomes I.

Cette description, encore une fois, correspond, dans son *résultat final*, au schéma hétérohoméotypique (v. p. 254), en ce qu'elle admet que les chromosomes-filles II prennent naissance par une division longitudinale subie par les chromosomes-filles I dès la première cinèse elle-même. Seulement, ce résultat final serait atteint par un mécanisme tout différent de celui que nous avons vu se réaliser dans tant d'objets. La divergence capitale réside en ce que l'auteur admet que la première cinèse ne sépare pas, comme ailleurs, les *deux branches constitutives de chaque chromosome I.*

Nous devons avouer que, loin de trouver, dans les figures de DUBLIN, la démonstration de son interprétation, nous y trouvons, au contraire, surtout si on les compare avec les figures semblables, mais plus claires, rencontrées dans tant d'autres objets, la preuve du schéma général, en ce qui concerne la première métaphase.

Les anneaux circulaires figurés par l'auteur, à la couronne équatoriale, fig. 32, 34, 35, ne laissent plus reconnaître *les deux points où se serait faite la soudure en anneau* des deux branches primitives ; par conséquent, on ne peut pas trancher, dans ces chromosomes, la question de savoir si, à la couronne équatoriale, ces deux points sont situés, ainsi que le prétend DUBLIN, dans un plan axial ou bien s'ils sont situés dans le plan équatorial ; en d'au-

tres termes, on ne peut pas, d'après ces chromosomes annulaires, décider comment sont orientées, par rapport au plan équatorial, les deux branches primitives. Il n'y a donc que les chromosomes formés de deux branches *bien distinctes* qui pourraient permettre de trancher la question. Or, la fig. 35 seule montre, à la couronne équatoriale, un chromosome que l'on pourrait considérer comme ayant placé ses deux branches parallèlement à l'axe du fuseau. Seulement, cette forme chromosomique peut tout aussi bien s'interpréter en admettant que les deux branches primitives se sont d'abord *superposées* l'une à l'autre, à l'équateur, qu'elles s'écartent maintenant l'une de l'autre vers les pôles et que chacune d'elles montre une division longitudinale anaphasique. L'interprétation de Dublin n'est donc pas démontrée.

D'ailleurs encore, si l'opinion de Dublin était vraie, il faudrait, pour expliquer les formes de la plupart des chromosomes à la première métaphase, admettre que les deux branches primitives se sont tellement rapprochées dans chaque chromosome qu'elles sont devenues indistinctes et que tout le chromosome a pris la forme d'un bâtonnet indivis. Or, d'abord, cela est invraisemblable. De plus, cela est contredit par les dimensions en épaisseur présentées par les différents chromosomes. En effet, l'épaisseur *totale* des chromosomes métaphasiques dont les deux branches seraient rapprochées jusqu'à devenir indistinctes est égale, non pas, — ainsi que cela devrait être dans l'hypothèse de Dublin, — au double de l'épaisseur des branches des *chromosomes demeurés en anneau*, c'est-à-dire des chromosomes qui conservent leurs branches écartées, mais elle est égale à l'épaisseur de *chacune* des branches de ces derniers chromosomes, fig. 35.

Pour nous, en comparant les formes présentées par les chromosomes I à la métaphase, fig. 35, 36, 37, 41, avec les formes des chromosomes prophasiques, fig. 30 et 31, en rapprochant aussi les figures de l'auteur de tant d'autres figures plus claires, nous ne pouvons douter que, dans le *Pedicellina*, les deux branches des chromosomes I prophasiques s'orientent, à la métaphase, vers deux pôles différents et se séparent par conséquent l'une de l'autre.

En ce qui concerne la suite des cinèses, il est difficile de tirer des figures de cet objet des renseignements définis.

CHAPITRE HUITIÈME.

Mollusques.

Les données que nous possédons sur la spermatogénèse des Mollusques n'apportent, pensons-nous, qu'une contribution encore incomplète à l'élucidation de la question actuelle.

Paludina vivipara (MEVES, 02).

Nous commencerons par rappeler les recherches de MEVES (02) sur la *Paludina*, bien qu'elles soient les plus récentes [1]. L'auteur y décrit les deux cinèses maturatives comme deux cinèses somatiques ordinaires. Les chromosomes-filles I ne subiraient pas de division longitudinale durant l'anaphase. Cette division ne se produirait qu'à la prophase II. MEVES n'a pas observé non plus le stade précis de l'insertion des chromosomes I au fuseau. Pour admettre que les deux branches se séparent l'une de l'autre, dans chaque chromosome, à l'équateur, MEVES s'appuie à bon droit sur la ressemblance entre les figures de la Paludine et celles de la Salamandre.

La description de MEVES, dans sa conclusion totale, se rattache *au fond* au schéma hétérohoméotypique. Nous croyons toutefois qu'elle exige un complément d'information. Nous sommes persuadé qu'un examen attentif amènera à découvrir dans les chromosomes-filles I une division longitudinale anaphasique, qui s'y présentera sous l'aspect que l'on observe, par exemple, dans l'*Allium* (v. FIG. 20) et dans les Fougères (STRASBURGER, 00). Ce qui nous le fait penser, c'est cette même raison d'analogie qui a guidé MEVES dans l'interprétation de la métaphase I. — Nous sommes convaincu que la Paludine rentrera *complétement* dans le schéma hétérohoméotypique.

Helix pomatia.

La spermatogénèse a été étudiée dans l'*Helix pomatia* par BOLLES LEE (97), par PROWAZEK (01_1, 01_2) et par ANCEL (03) [2].



FIG. 86. Chromosomes I définitifs dans *Helix pomatia* (BOLLES LEE, 97).

D'après BOLLES LEE, — et ANCEL, qui en ce point confirme complétement BOLLES LEE, — les chromosomes prophasiques I sont constitués de deux branches plus ou moins parallèles ou croisées, FIG. 86, mais ces branches finissent par se rapprocher intimement et même se fusionner. Il en résulte des chromosomes homogènes en forme de corps sphériques, ovales ou quadrilatères. Ces chromosomes se placent à l'équateur, FIG. 87, et y subissent une division dans un plan perpendiculaire à l'axe du fuseau. D'après les auteurs, on ne peut pas affirmer que cette division métacinétique sépare

(1) Les recherches d'AUERBACH sur le même objet ne fournissent aucun renseignement pour la seconde période.

(2) Nous n'avons pas eu à notre disposition le premier mémoire de PROWAZEK.

les deux branches qui, à un stade précédent, constituaient les chromosomes : il s'est produit, en effet, une fusion totale de ces dernières en un « *nouvel élément* ». Bolles Lee et Ancel ne tranchent donc pas la question de la valeur de la première cinèse.

Durant l'intercinèse, il est probable que les chromosomes-filles I gardent leur autonomie. Lors de la seconde division, ils se placent à l'équateur en orientant leur grand axe dans un plan méridien, puis ils se segmentent *transversalement* en chromosomes-filles.

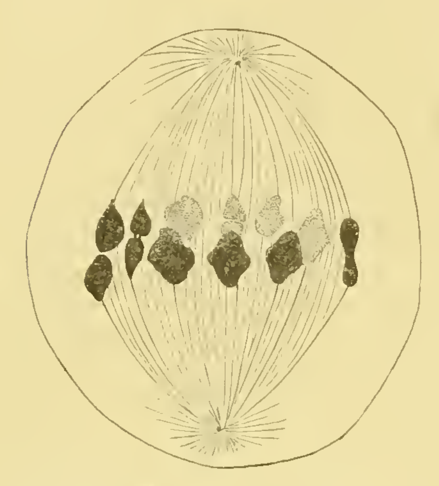


Fig. 87. Métaphase I dans *Helix pomatia* (Ancel, 03).

Nous avons plusieurs remarques à faire au sujet de cette description. Touchant la première cinèse, il est vrai que, si les chromosomes-filles se rapprochent si intimement que le décrivent les auteurs, l'étude seule de la métaphase I dans l'*Helix* est impuissante à trancher la question de savoir si ce sont les deux branches primitives qui se séparent à l'anaphase, et ce qu'il faudrait en déduire, ainsi que le fait Bolles Lee lui-même, — c'est qu'on ne peut tirer de cet objet aucun enseignement concernant la valeur de la première cinèse.

Seulement, nous pouvons nous éclairer ici de la lumière d'autres objets. On doit reconnaître, en effet, que les figures prophasiques et métaphasiques de l'*Helix*, fig. **86**, **90** et **87**, rappellent à s'y méprendre les figures correspondantes d'un grand nombre d'animaux, qui présentent d'autre part l'avantage de conserver bien distinctes leurs branches chromosomiques et dans lesquels on constate à toute évidence que ces branches se séparent à la première métacinèse. Cela étant, nous ne doutons pas que la même interprétation doit s'appliquer à l'*Helix*. Il y a plus : nous reconnaissons dans les figures d'Ancel, fig. **87**, les différents types d'insertion rencontrés ailleurs.



Fig 88. Chromosomes II prophasiques dans *Helix* (Bolles Lee, 97).

Au sujet de la seconde cinèse, il faut remarquer que c'est uniquement sur l'inspection des figures métacinétiques que les auteurs se fondent pour admettre une division transversale des chromosomes II. Or, *dès la prophase*, ces chromosomes sont nettement constitués de deux branches, fig. **88**. Il aurait fallu, pour élu-

cider la seconde cinèse, remonter à l'*origine* de ces branches, en suivre la *destinée*, rechercher si ce ne sont pas elles qui se séparent au second fuseau. En présence de cette lacune, nous ne pouvons pas accepter la conclusion des auteurs.

Nous croyons pouvoir donner des figures de BOLLES LEE, pour la seconde cinèse et l'intercinèse, une interprétation différente de celle de l'auteur et de ANCEL, et cela encore en nous aidant de la comparaison de ces figures avec celles qu'ont fournies tant d'autres objets. D'abord, étant donnée la constitution des chromosomes prophasiques II, FIG. 88, il nous paraît certain que ce sont les *deux branches* constitutives de ces chromosomes qui vont se séparer à l'anaphase II. Ensuite, il faut remarquer que de la FIG. 89, — empruntée à BOLLES LEE, — il ressort très nettement que les chromosomes-filles I sont, *dès la fin de l'anaphase I*, constitués de deux branches. Comme, d'autre part, les chromosomes-filles I gardent leur autonomie durant l'intercinèse, il n'y a pas de doute que les deux branches qui les constituent à la fin de l'anaphase I, FIG. 89, sont bien identiques aux deux branches dont sont formés les chromosomes prophasiques II, FIG. 88, et par conséquent, il semble certain *que les chromosomes-filles II ne sont pas autre chose que les deux branches qui se montrent, dès l'anaphase I, dans les chromosomes-filles I.*

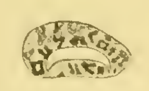


FIG. 89. Intercinèse dans l'*Helix* BOLLES LEE, 97).

En réunissant maintenant nos conclusions touchant la première et la seconde cinèse, on voit qu'il ne reste plus qu'un point à trancher pour aboutir au schéma hétérohoméotypique (v. p. 254) : les branches constitutives des chromosomes-filles I anaphasiques, FIG. 89, sont-elles des moitiés transversales ou bien des moitiés longitudinales de ces chromosomes-filles I? Dans le premier cas, l'*Helix* s'adapterait au schéma postréductionnel ; dans le second, il relèverait du schéma hétérohoméotypique. C'est la seconde hypothèse qui nous paraît se déduire de la comparaison des figures d'*Helix* avec celles de tant d'objets.



FIG. 90. Chromosomes I dans *Helix pomatia* (PROWAZEK, 01).

En résumé : l'interprétation commune de BOLLES LEE et de ANCEL ne s'applique pas à l'*Helix* et les figures, — incomplètes au sujet de la métaphase et de l'anaphase I, — s'interprètent le mieux d'après le schéma hétérohoméotypique.

PROWAZEK (01) n'a étudié dans l'*Helix* que la formation de ce qu'il appelle les «tétrades», FIG. 90. La discussion de ce mémoire rentrera donc

dans notre seconde partie. Nous ferons seulement remarquer ici que les „ tétrades “ dessinées par l'auteur n'ont rien de commun avec de vraies tétrades : ce sont des chromosomes formés de deux branches continues parallèles ou croisées ou même écartées en forme de V.

Pendant l'impression de ces pages, nous recevons le dernier cahier des *Anatomische Hefte* (Juillet 1905), contenant un travail de Tschassownikow sur la spermatogénèse dans l'*Helix pomatia.*

D'après l'auteur, les chromosomes I, d'abord en forme d'anneaux, se concentrent, à la fin de la prophase, en des corps de forme sphérique. Ceux-ci se dédoublent *transversalement* à la première métaphase. L'intercinèse comporte un repos nucléaire; après quoi, les chromosomes II apparaissent, subissent une division longitudinale et se dédoublent, à l'équateur, en leurs deux moitiés. L'auteur se prononce donc pour le schéma préréductionnel.

La description de l'auteur, on le voit, se rapproche de celle de Bolles Lee pour la première cinèse, mais elle s'en écarte en ce qui concerne l'intercinèse et la seconde mitose. D'abord, au sujet de cette dernière, nous sommes heureux de trouver la justification de l'interprétation que nous venons de donner des figures de Bolles Lee et de constater, dans les dessins de Tschassownikow, que la seconde cinèse sépare bien les deux branches qui, *dès la prophase II*, constituent les chromosomes II.

En ce qui concerne l'intercinèse, c'est au contraire l'interprétation de Bolles Lee, — niant la présence d'un stade de repos nucléaire, — qui demeure la vraie, même d'après les figures de Tschassownikow. En effet, les figures auxquelles ce dernier renvoie montrent on ne peut plus clairement que les chromosomes demeurent, durant l'intercinèse, tout à fait distincts les uns des autres, et qu'ils sont simplement réunis par quelques anastomoses.

Enfin, au sujet de la première cinèse, la description de l'auteur est certainement incomplète. D'abord, les figures métaphasiques de Tschassownikow, montrant des chromosomes sphériques, sont contredites par celles de Ancel, montrant les formes classiques de chromosomes, fig. **87**. Cela étant, il est de plus certain, ainsi que nous l'avons montré il y a un instant, que ce sont les branches constitutives des chromosomes prophasiques qui se séparent l'une de l'autre à la première métaphase. Cela résulte de la comparaison des figures de l'*Helix* avec celles d'une foule d'autres objets *plus clairs.*

Nous ajouterons que, puisqu'il n'y a pas de repos nucléaire durant l'intercinèse, — cela d'après les figures même de l'auteur, — mais simple-

ment anastomisation des chromosomes-filles I, il est fort probable, — nous dirions volontiers certain, — que la fente longitudinale que l'auteur dessine tout achevée dans les chromosomes II, dès le début de la prophase II, avait déjà apparu à la fin de l'anaphase I.

Les observations de TSCHASSOWNIKOW ne font qu'augmenter notre conviction que c'est le schéma hétérohoméotypique *complet* qui s'applique à la spermatogénèse de l'*Helix pomatia* (1).

CHAPITRE NEUVIÈME.

Poissons.

La spermatogénèse a été étudiée dans ce groupe par MOORE (94), par RAWITZ (98) et par A. et K. E. SCHREINER (04).

Pour le *Myxine* et le *Spinax*, A. et K. E. SCHREINER se rallient au schéma hétérohoméotypique (v. page 254). Les deux branches des chromosomes I, FIG. **91**, se séparent l'une de l'autre à la première cinèse; elles



FIG. 91. Chromosomes I dans le *Myxine* (SCHREINER, 04).



FIG. 92. Métaphase I dans le *Myxine* (SCHREINER, 04).



FIG. 93. Métaphase I dans le *Spinax* (SCHREINER, 04).

subissent, dès la fin de la métaphase, une division longitudinale (déjà ébauchée pendant la prophase), FIG. **92** et **93**, et les moitiés produites par

(1) L'histoire des observations sur la spermatogénèse de l'*Helix* fournit des documents instructifs en ce qui concerne la question des « tétrades ». En 1892, VOM RATH décrivait dans l'*Helix* des *tétrades parfaites*, qu'il trouvait *exactement comparables* à celles qu'il dessinait en même temps pour le *Gryllotalpa*. Or, personne après VOM RATH n'a rien retrouvé de pareil. Les auteurs dessinent simplement des bâtonnets doubles (Doppelstaebchen) et BOLLES LEE, par une analyse minutieuse des formes chromosomiques de l'*Helix*, a montré nettement que l'aspect tétradique de *certains chromosomes* n'est qu'une apparence. PROWAZEK, il est vrai, désigne les chromosomes de l'*Helix* sous le nom de tétrades; mais la figure de l'auteur, FIG. **90**, contredit formellement cette dénomination — Si nous faisons cette remarque, c'est dans le but de faire ressortir combien les tétrades de VOM RATH ont été schematisées par leur parrain : cela confirme ce que nous avons dit plus haut au sujet du *Gryllotalpa*.

cette division longitudinale anaphasique se séparent l'une de l'autre, dans chaque chromosome, à la seconde cinèse.

Nous ne doutons pas, d'après les figures des auteurs, que le *Myxine* et le *Spinax* répondent bien au schéma hétérohoméotypique. Nous devons avouer toutefois que notre conviction ne résulte pas de l'examen des figures *seules* des SCHREINER, mais qu'elle s'appuie sur la comparaison de ces figures avec les aspects semblables, mais plus clairs, fournis par d'autres objets.

Certains points, en effet, du schéma hétérohoméotypique ne ressortent pas avec assez de clarté des figures des auteurs. D'abord, l'insertion des chromosomes I en superposition (v. p. 232), c'est-à-dire de façon à ce que chacune des deux branches soit rattachée à un pôle différent, n'est pas suffisamment établie par les figures. Ensuite, les auteurs admettent que durant l'intercinèse (très courte chez le *Myxine*, mais plus longue chez le *Spinax*), la division longitudinale anaphasique des chromosomes-filles I devient indistincte et ne demeure indiquée que par la présence de deux filaments achromatiques reliant deux chromosomes voisins. On ne peut donc pas, d'après ces objets considérés en eux-mêmes, reconnaître définitivement la destinée des moitiés longitudinales anaphasiques. Néanmoins, nous le répétons, si on compare les données des SCHREINER avec celles tout à fait semblables qu'on possède sur un bon nombre d'objets définitivement interprétés, il n'y a pas le moindre doute que les auteurs ont à juste titre appliqué au *Myxine* et au *Spinax* le schéma hétérohoméotypique.

Il ne sera pas inutile de faire remarquer, encore une fois, que les auteurs ont observé des chromosomes ressemblant à des tétrades, mais qu'ils les ont facilement reconnus pour de faux groupes quaternes.

Pendant que ces pages sont à l'impression, nous recevons le numéro des Archives de Biologie (avril 1905), qui contient le travail *in extenso* des SCHREINER.

Nous sommes heureux de constater que les auteurs ont noté eux-mêmes, dans leurs observations sur le *Myxine* et le *Spinax*, les lacunes que nous venons de relever.

Ils ne sont pas entièrement convaincus que la première cinèse sépare, dans chaque chromosome, les deux branches constitutives que montre la FIG. **91**, car les chromosomes affectent, au moment de la couronne équatoriale, des formes assez trapues, où l'on ne distingue plus ces deux branches constituantes. De plus, n'ayant pas pu suivre, tout le temps de l'intercinèse, la fente longitudinale anaphasique, ils ne peuvent pas affirmer

définitivement si les moitiés produites par cette fente sont bien les chromosomes-filles qui se séparent à la seconde cinèse.

Les auteurs toutefois, en admettant pour l'interprétation des figures la possibilité d'hypothèses différentes du schéma hétérohoméotypique, nous paraissent trop pessimistes. Le doute qui pourrait subsister si on ne considère que les seules figures du *Myxine* et du *Spinax*, nous semble être complétement levé, si on compare ces figures avec celles tout à fait semblables, mais plus complètes et plus claires, qui ont été fournies par d'autres objets.

En effet, les formes des chromosomes I définitifs, les aspects de la métaphase I, la division longitudinale anaphasique I et enfin les formes de la seconde cinèse sont *tout à fait semblables* à ce qu'on observe dans les cas évidents du schéma hétérohoméotypique.

Nous n'avons à dire que peu de chose touchant la description de Moore (94) pour les Elasmobranches. L'auteur y décrit une division longitudinale à la seconde cinèse et il considère cette dernière comme hétérotypique. Nous ferons remarquer simplement que les observations des Schreiner ont complété la description de Moore et que celui-ci, d'ailleurs, a admis, depuis lors, en 1904, pour différents groupes animaux et végétaux, le schéma hétérohoméotypique.

La description et l'interprétation de Rawitz (98) concernant la spermatogénèse du *Scyllium* sont fort spéciales. Les chromosomes I seraient simplement des bâtonnets couchés sur le fuseau, mais un peu concaves du côté du fuseau lui-même. Ils se divisent soit transversalement, soit longitudinalement en chromosomes-filles. Ceux-ci se rendent aux pôles, reparaissent après un certain repos et se comportent, au second fuseau, de la même façon dont les chromosomes I se sont comportés à la première figure. Il n'y a, d'après l'auteur, aucune cinèse réductionnelle : „ immer erhalten die Tochterzellen die gleiche Chromosomen-*Zahl* wie die Zellen der ersten Ordnung; es handelt also hier um eine Aequationsteilung. "

En raison des observations des Schreiner et de Moore, ainsi que de toutes celles que nous avons déjà revues, on comprendra que les observations de l'auteur sont beaucoup trop fragmentaires pour qu'on puisse en éclairer la question actuelle. Les figures sont d'ailleurs peu nombreuses et indistinctes. On remarquera aussi la notion assez spéciale que l'auteur s'est faite du terme "Aequationsteilung".

CHAPITRE DIXIÈME.

Mammifères.

Les travaux qui concernent la seconde période dans ce groupe sont ceux de Hermann (88) sur la souris, de Lenhossek (98) sur le rat, de Loukianow (98) sur la souris blanche, de von Ebner (99) sur le rat.

Les trois premiers de ces travaux sont fort incomplets au sujet de la question qui nous occupe ici. Hermann et Lenhossek dessinent des chromosomes prophasiques et métaphasiques absolument semblables à ce qu'on observe ailleurs, mais les auteurs ne donnent pas d'autres renseignements.

Loukianow a observé aussi des chromosomes prophasiques formés de deux branches, mais son étude des deux cinèses elles-mêmes est tout à fait fragmentaire.

Von Ebner donne plus de détails. L'auteur considère comme vraisemblable que la première cinèse sépare les deux branches constitutives de chaque chromosome I. Il a observé aussi assez clairement la division longitudinale anaphasique des chromosomes-filles. Un repos nucléaire sépare les deux cinèses. Après cela, les chromosomes reparaissent, et se divisent longitudinalement en deux moitiés qui se séparent à la seconde figure. Von Ebner considère la division longitudinale de la seconde prophase comme la réapparition de la division longitudinale anaphasique I.

C'est donc le schéma hétérohoméotypique que von Ebner propose pour le rat. En réalité, c'est celui qui s'accorde le mieux avec les figures de l'auteur, surtout si on les compare avec celles des autres objets.

Si on rassemble les données qu'on possède sur les Mammifères, on peut conclure que la spermatogénèse, dans ce groupe, se fait d'après le processus hétérohoméotypique.

P. S. Le travail de Downing sur la spermatogénèse de *Hydra*, — paru pendant l'impression de notre mémoire (Juin 1905), — conclut au schéma postréductionnel. Nous ne nous arrêterons pas à discuter longuement la description de Downing. Il nous semble évident que l'auteur a pris des divisions spermatocytaires, fig. 19 et 20, pour des figures spermatogoniales, et nous estimons que l'*Hydra* réclame un complément d'étude.

TROISIÈME SECTION.

L'OVOGÉNÈSE ANIMALE.

L'ovogénèse a tardé plus longtemps que les autres tétradogénèses à rentrer dans le schéma hétérohoméotypique. A la suite des travaux de Rueckert et de Haecker, c'était le schéma *postréductionnel* qui y avait prévalu. On ne paraissait tenir aucun compte des observations faites par Boveri sur les Mollusques en 1890, et où l'auteur avait observé des chromosomes-filles I divisés longitudinalement.

C'est en 1901-2 que le schéma hétérohoméotypique (p. 254) fut presque simultanément proposé par plusieurs auteurs : Bryce (01) dans les Echinodermes, King (02) dans les Batraciens, Schockaert (02) dans les Polyclades, et, chose plus remarquable, Lerat (02) dans le *Cyclops*. Parmi toutes ces observations, celles de Schockaert furent les plus complètes et les plus démonstratives. A partir de ce moment, le même schéma fut établi par Nekrassof (03) dans les Mollusques, par Janssens et Elrington (04) dans le même groupe, par Janssens (04) dans les Batraciens.

Nous faisons remarquer, encore une fois, que nous ne suivons aucunement, dans notre exposé, l'ordre de la classification. Nous avons choisi la disposition qui nous a paru le mieux adaptée à *mettre en valeur les observations*. De plus, le lecteur aura déjà remarqué que les groupes qui forment l'objet des différents chapitres sont loin d'avoir la même valeur systématique. Notre groupement en chapitres représente un simple catalogue, destiné à fournir des points de repère.

CHAPITRE PREMIER.

Mollusques.

Il faut mentionner en premier lieu les recherches de Boveri (90) sur *Pterotrachea, Carinaria* et *Phyllirhoe*.

Les chromosomes I y sont constitués de deux branches. Celles-ci se séparent à la première cinèse. Les chromosomes-filles I passent directement, sans stade de repos, à la seconde figure. Dans les *trois* mollusques étudiés

par Boveri, les chromosomes-filles II sont formés par la division longitudinale des chromosomes-filles I ; seulement, ces divers objets se comportent différemment au point de vue du moment où apparaît cette division longitudinale. Dans le *Pterotrachea* et le *Phyllirhoe*, elle ne se montre qu'à la seconde cinèse, tandis que, dans le *Carinaria*, elle est très claire dès la métaphase I. Le *Carinaria* rentre ainsi tout à fait dans le *schéma hétéro-homéotypique*. Nous pensons qu'on peut dire la même chose des deux autres Mollusques étudiés par Boveri, si on tient compte que les deux cinèses ne sont pas, dans ces objets, séparées par un stade de repos et que, par conséquent, la fin de l'anaphase I se confond avec la prophase II. De fait, la fig. 7 de l'auteur nous semble montrer, dans le *Pterotrachea*, des chromosomes-filles I divisés longitudinalement dès l'anaphase I.

Nous rappellerons ensuite les descriptions de Nekrassoff (03) et de Janssens et Elrington (04), qui toutes deux concluent au schéma hétéro-homéotypique (v. p. 254).



Fig. 94. Chromosomes I définitifs dans *Cymbulia Peronii* (Nekrassoff, 03).

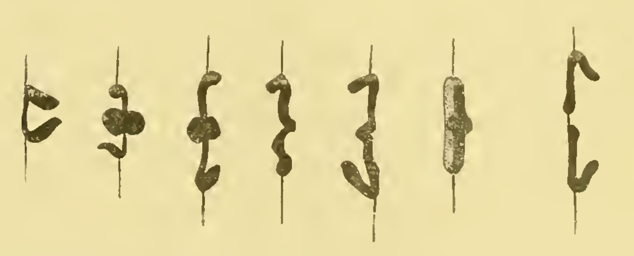


Fig. 95. Fin de la métaphase I dans *Cymbulia Peronii* (Nekrassoff, 03). Insertions diverses.

Dans le *Cymbulia Peronii*, Nekrassoff décrit pour les chromosomes I, au moment de leur insertion au fuseau, les formes observées dans la plupart des objets animaux et végétaux, fig. 94. Chacun d'entre eux est constitué de deux branches diversement disposées [1]. Nekrassoff a de même observé nettement l'insertion des chromosomes I, fig. 95. Il a constaté que les branches constitutives sont orientées chacune vers un pôle différent et, de plus, qu'elles s'attachent au fuseau soit près de l'extrémité, soit par



Fig. 96. Anaphase I dans le *Cymbulia Peronii* (Nekrassoff, 03). Division longitudinale anaphasique.

[1] Notons encore une fois les apparences de tétrades présentées par certains chromosomes. Elles sont dues uniquement, ainsi que l'auteur l'a justement relevé, à la forme en biscuit prise parfois par chacune des branches.

leur milieu, soit en un point intermédiaire, FIG. 95. L'auteur a reconnu clairement la division longitudinale anaphasique, FIG. 96. Enfin, il a observé que la seconde cinèse suit la première sans intervalle de repos et que les chromosomes-filles I s'y dédoublent en leurs moitiés longitudinales.

Le *Cymbulia* est donc un exemple net de l'hétérohoméotypie. Tous les points que nous venons de mentionner ressortent des figures de l'auteur ([1]).



FIG. 97. Division longitudinale anaphasique dans *Aplysia* (JANSSENS et ELRINGTON, 04).



FIG. 98. Chromosomes-filles I, durant l'intercinèse dans *Aplysia* (JANSSENS et ELRINGTON, 04).



FIG. 99. Métaphase II dans *Aplysia* (JANSSENS et ELRINGTON, 04).

L'*Aplysia bipunctata* [JANSSENS et ELRINGTON (04)] fournit, pour certains points, un exemple encore plus clair du schéma hétérohoméotypique (p. 254). Les auteurs, il est vrai, n'y décrivent pas les formes présentées par les chromosomes I avant la mise au fuseau. Ils pensent même que, au moment de l'ouverture du noyau, l'élément chromosomique possèderait la forme d'une ou de plusieurs bandelettes noueuses non encore segmentées complétement en chromosomes isolés. C'est donc uniquement par analogie que nous pouvons admettre que les deux chromosomes-filles de la première cinèse dans l'*Aplysia* corres-

[1] Notons cependant dès maintenant que les observations de NEKRASSOFF ne suffisent pas pour justifier l'interprétation que l'auteur donne de la première cinèse. Après avoir décrit ce que nous venons de rappeler, l'auteur conclut que les chromosomes-filles de la première cinèse sont formés par une division longitudinale. Il importe de remarquer que cette interprétation ne se déduit pas des observations de NEKRASSOFF. De ces observations, on ne peut conclure qu'une seule chose, c'est que le premier fuseau sépare les *branches constitutives des chromosomes I*. Pour connaître la signification de la première cinèse, il faudrait, outre cela, rechercher l'origine de ces deux branches. Or, NEKRASSOFF n'apporte aucune donnée sur ce point.

pondent bien aux deux branches qui, généralement, constituent les chromosomes I prophasiques.

Quoi qu'il en soit, les auteurs ont observé des exemples très clairs d'insertion médiane et d'insertion intermédiaire (p. 235) et de plus, dès la métaphase ou le début de l'anaphase, ils ont retrouvé une division longitudinale extrêmement nette des chromosomes-filles, produisant des **V** caudés et des **V** doubles (p. 236-7), FIG. **97** et **98**.

De plus, l'*Aplysia* montre nettement la persistance autonome, durant l'intercinèse (sans repos), des moitiés longitudinales anaphasiques, FIG. **98**, et la séparation dicentrique de celles-ci au second fuseau, FIG. **99**.

Ces observations de NEKRASSOFF et de JANSSENS et ELRINGTON, surtout si on les rapproche les unes des autres et si on les compare à celles de BOVERI, ne laissent aucun doute sur l'application aux Mollusques du schéma hétérohoméotypique.

Nous allons d'ailleurs trouver des confirmations de ce schéma dans les autres Mollusques, même dans ceux où on avait décrit le schéma postréductionnel.

Il faut avant tout mettre en relief un *point très important* : c'est que *toutes* les descriptions de l'ovogénèse dans les Mollusques s'accordent à dire que, durant l'intercinèse, il ne s'y manifeste aucun repos, *les chromosomes-filles I passant directement au fuseau II*. Mais il y a plus : d'après tous les auteurs, les chromosomes-filles qui se séparent à la seconde cinèse sont des branches qui, depuis l'*anaphase I*, constituaient les chromosomes-filles I. Il n'y a donc en réalité qu'un seul point à discuter, c'est le processus de la première cinèse, et cela pour décider la valeur des branches anaphasiques des chromosomes-filles I.

Zirphœa (GRIFFIN, 99).

Nous discuterons d'abord les observations de GRIFFIN sur le *Zyrphœa*. Dans cet objet, les chromosomes seraient, à la fin de la prophase, composés de deux branches, — deux moitiés longitudinales, d'après l'auteur. Celles-ci, orientées d'abord de façons diverses, se soudent bientôt par leurs extrémités et, en s'écartant dans le reste de leur longueur, arrivent à se disposer en forme d'anneaux, FIG. **100**. Les anneaux eux-mêmes, en subissant des dépressions dans les quatre sens indiqués par les flèches, FIG. **100**, se

transforment en des croix (dénommées « tétrades » par l'auteur). Les chromosomes cruciformes s'implantent au fuseau de façon à ce qu'un des bras de la croix gise dans le plan équatorial et l'autre dans un plan axial. La première cinèse dissocie ensuite ces croix en deux V, opposés par leur ouverture, et ces V, durant l'anaphase, se brisent à leur angle. Les chromosomes-filles I, constitués ainsi de deux branches, passent sans repos au fuseau II, où ces branches se séparent vers les deux pôles.

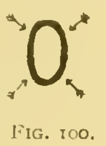


FIG. 100.

L'auteur n'a pas pu trancher le point de savoir où se trouvent, dans les chromosomes cruciformes de la métaphase I, les deux points où s'est faite la soudure des deux branches primitives. GRIFFIN ne sait pas si ces points de soudure se trouvent aux extrémités du bras axial ou bien s'ils sont situés aux extrémités du bras équatorial. Il n'a donc pas pu décider si c'est la première ou la seconde cinèse qui est réductionnelle.

Ainsi que nous l'avons noté plus haut, toute la question se ramène à la discussion de la première cinèse. Touchant celle-ci, nous ferons remarquer que les figures de l'auteur n'appuient pas son interprétation et qu'elles s'adaptent tout à fait au schéma hétérohoméotypique (v. p. 254).

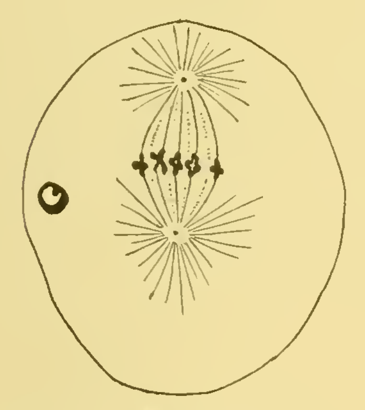


FIG. 101. Métaphase I dans *Zirphœa crispata* (GRIFFIN, 99).

Sans entrer dans de longues discussions, nous noterons d'abord que les figures métaphasiques, FIG. 101, montrent des chromosomes autres que des chromosomes en croix dont un bras serait placé axialement et l'autre situé dans le plan équatorial (v. le second chromosome, à gauche de la figure). De plus, les croix chromosomiques de la métaphase correspondent tout à fait aux formes classiques des chromosomes à ce stade, formes dans lesquelles on constate clairement, ailleurs, la séparation dicentrique des deux branches constitutives de chaque chromosome prophasique.

L'interprétation de GRIFFIN ne nous semble donc aucunement appuyée par ses figures. Celles-ci nous paraissent, au contraire, rentrer dans les aspects classiques de l'hétérohoméotypie. En tous cas, en présence des observations de NEKRASSOFF et de JANSSENS-ELRINGTON, de nouvelles recherches sont nécessaires.

Limnæa (LINVILLE, 00).

D'après LINVILLE, les chromosomes I de *Limnæa* se présentent, à la fin de la prophase, sous la forme de petits bâtonnets. De ce stade, l'auteur passe directement, — lui-même note cette lacune, — à la figure métaphasique complétement constituée. LINVILLE y décrit des chromosomes en forme de bâtonnets allongés sur le fuseau et présentant trois renflements, deux terminaux et un médian (semblables à ceux de la FIG. 103). Les deux chromosomes-filles qui, dans ces chromosomes, sont en train de se séparer l'un de l'autre, sont dus, d'après l'auteur, à une division longitudinale. A la prophase II, les chromosomes ont la forme d'haltères. Comme, d'autre part, l'auteur observe parfois, à la 1re anaphase, des chromosomes-filles présentant une constriction transversale, il en conclut que cette constriction correspond à l'étranglement des haltères de la 2de prophase, et il admet que les chromosomes-filles II sont dus à une division transversale des chromosomes-filles I. Il se rallie donc au schéma postréductionnel.

Il faut reconnaître que cette description de LINVILLE, — faite d'ailleurs d'après des grossissements trop faibles : 525, — n'établit, *en aucune façon*, le schéma postréductionnel. D'abord, les données qui concernent la première cinèse sont trop incomplètes pour permettre *aucune* conclusion; il est d'ailleurs certain que les chromosomes I doivent être, dans cet objet comme partout ailleurs, constitués de deux branches. De plus : la forme en haltères des chromosomes II prophasiques provient probablement, il est vrai, de ce qu'ils sont, dès lors, composés de leurs deux chromosomes-filles; mais le fait que les chromosomes-filles I montrent parfois, eux aussi, une constriction transversale, ne possède aucune signification. Cette constriction est due simplement, — ainsi que nous le verrons encore bientôt, — à la sorte d'étirement subi par les chromosomes-filles, lors de l'ascension polaire. Ceux-ci, durant cet étirement, s'allongent et s'effilent, mais ils demeurent néanmoins plus épais à leurs deux extrémités et c'est ce qui leur donne la forme de biscuits.

L'étude de la *Limnæa*, — si toutefois elle est possible, — est à reprendre.

Crepidula (CONKLIN, 02).

Dans le *Crepidula*, CONKLIN (02) a été intrigué par la variété des formes chromosomiques qu'il a rencontrées à la prophase. Il y décrit trois

types de chromosomes, les uns bipartites, d'autres tripartites, enfin d'autres tétrapartites, FIG. **102**; de même, à la métaphase, on rencontre des aspects variés. A l'anaphase, les chromosomes-filles I prennent toujours une forme cubique ou « tetrafoil » et, à la prophase II, ces chromosomes reparaissent formés de deux branches. Ce sont ces dernières qui se séparent ensuite à la métacinèse. L'auteur ne peut assurer aucune conclusion au sujet de la valeur respective des deux mitoses.

FIG. 102. Chromosomes I dans *Crepidula* (CONKLIN, 02).

Nous croyons pouvoir affirmer encore une fois que le *Crepidula* rentre dans le schéma hétérohoméotypique (v. p. 254). D'abord, les formes de la prophase se ramènent simplement aux diverses variétés présentées dans tous les objets par un même type essentiel : deux branches, soit parallèles, soit croisées, soit en **V**, en **X** ou en **Y**, soit en anneaux. De même, les formes de la métaphase s'expliquent simplement par des insertions différentes (voir p. 235).



FIG. 103. Fin de la métaphase I dans *Crepidula* (CONKLIN, 02).



FIG. 104. Fin de l'anaphase I dans *Crepidula* (CONKLIN, 02).

Ce qui semble résulter nettement des figures de CONKLIN, ce sont les points suivants : d'abord, la première cinèse sépare les deux branches composantes de chaque chromosome (fig. 1, 9 et 12 de l'auteur, ici, FIG. **103**). Ensuite, on trouve dans le *Crepidula* beaucoup d'insertions presque terminales (v. p. 235), FIG. **103**. Enfin, la FIG. **104** montre nettement des chromosomes-filles constitués de deux branches juxtaposées longitudinalement. — Par conséquent, puisque l'insertion est souvent presque terminale, FIG. **103**, les deux branches des chromosomes anaphasiques, FIG. **104**, ne peuvent représenter que des moitiés longitudinales des chromosomes-filles I (v. p. 237). Si l'on complète cela par ce que CONKLIN a vu de la seconde cinèse et de l'intercinèse, le schéma hétérohoméotypique s'en déduit tout naturellement.

Unio (LILLIE, 01).

Dans l'*Unio complanata*, LILLIE (01) n'a pas non plus formulé de conclusion définitive et complète au sujet de la maturation. Seulement, certains points de sa description s'écartent du schéma hétérohoméotypique et cependant nous pensons, d'après les figures de l'auteur, que ce schéma s'applique aussi à l'*Unio*.

D'après LILLIE, les chromosomes I sont formés de deux branches dont chacune présente deux étranglements. Au fuseau I, chaque chromosome place son grand axe parallèlement à l'axe de la figure et, ensuite, se divise transversalement par une fente passant entre les deux constrictions. Les chromosomes anaphasiques reprennent bientôt la forme trigranulaire du chromosome-mère et subissent, à la seconde cinèse, une division longitudinale. L'auteur, cependant, n'ayant pu élucider l'origine des » *tétrades* « de la prophase I, ne tranche pas la question de la réduction.

Notons d'abord qu'il ne faut attribuer aucune importance à ces constrictions transversales dont parle LILLIE. Elles ne jouent d'ailleurs aucun rôle dans l'interprétation de l'auteur [1].

D'après LILLIE, les chromosomes I couchent leur grand axe dans un plan méridien; mais il faut remarquer que l'auteur identifie à tort la forme des chromosomes en pleine métaphase avec celle des chromosomes prophasiques. LILLIE n'a pas observé le stade très important où les chromosomes s'insèrent au fuseau et, par conséquent, il ne peut avoir les éléments nécessaires pour décider de l'interprétation des figures de métaphase dans leurs rapports avec celles de la prophase.

Pour nous, nous rencontrons dans les figures de LILLIE des caractères identiques à ceux que nous venons de relever dans les figures de CONKLIN et qui plaident assez clairement en faveur de notre schéma hétérohoméotypique.

Haminea solitaria (SMALLWOOD, 04).

Dans l'*Haminea solitaria*, SMALLWOOD (04) propose, en ce qui concerne les cinèses de maturation, une description toute spéciale, d'où il conclut à une division transversale des chromosomes à la première cinèse, sans pouvoir trancher la nature de la division des chromosomes à la seconde figure.

---

[1] Peut-être aussi trouvera-t-on avec nous que la combinaison 1.30 $\times$ 6 est trop faible pour l'étude de cet objet.

La première ébauche des chromosomes apparaît à l'auteur sous la forme de 16 vésicules, — 16 est le nombre réduit, — couchées sur le fuseau et contenant des granulations chromatiques. Celles-ci se concentrent ensuite au milieu de la vésicule, où elles donnent naissance à de vrais chromosomes, de forme trilobée, montrant trois protubérances enfilées, et couchés sur le fuseau parallèlement au grand axe de ce dernier. Puis, la membrane des vésicules disparait, les chromosomes prennent la forme de bâtonnets allongés et se coupent transversalement en deux chromosomes-filles qui se rendent aux pôles.

L'intercinèse et la seconde cinèse diffèrent d'après les individus. L'auteur distingue deux types, qui peut-être caractérisent deux variétés de la même espèce. Ces deux types diffèrent surtout en ce qui touche les transformations des chromosomes-filles I durant l'intercinèse. Mais dans tous les cas, les chromosomes II se présentent avec une forme si réduite qu'il est impossible de dire si la division qu'ils subissent est transversale ou longitudinale.

Nous ferons remarquer que l'interprétation de l'auteur pour la première cinèse n'est pas démontrée. Elle repose uniquement sur ce point que les chromosomes I se formeraient seulement au moment où le fuseau se constitue et qu'ils prendraient la forme de bâtonnets droits, couchés suivant l'axe du fuseau. S'il en était bien ainsi, il n'y aurait pas à douter de l'interprétation de SMALLWOOD : il faudrait admettre une division transversale des chromosomes à la métaphase. Mais nous croyons que les choses se passent tout autrement. Nous pensons qu'il y a, avant l'arrangement des chromosomes à l'équateur, un stade où les chromosomes eux-mêmes sont constitués, *comme partout*, de deux branches et nous sommes convaincu que ce sont ces deux branches qui, en s'écartant l'une de l'autre vers les pôles, donnent naissance à ces formes trilobées qui ont frappé l'auteur [1].

Il faut remarquer, en effet, que de semblables formes sont très fréquentes dans une foule d'objets, où elles correspondent certainement à la séparation des deux branches chromosomiques. Celles-ci, en s'écartant l'une de l'autre, subissent nécessairement un certain étirement. Mais elles demeurent plus renflées là où elles sont attachées aux fibres fusoriales, c'est-à-dire à leur extrémité polaire, et aussi là où elles sont encore attachées l'une à l'autre, c'est-à-dire à leur extrémité équatoriale. Si donc

(1) Nous considérons les vésicules décrites par l'auteur comme des productions dues aux réactifs.

l'insertion du chromosome est terminale, on verra apparaître deux lobes terminaux et un lobe médian, celui-ci formé par le rapprochement étroit des extrémités équatoriales des deux chromosomes-sœurs.

Ce qui nous autorise à douter de l'interprétation de Smallwood et à admettre plutôt l'explication que nous venons de lui opposer, c'est d'abord la ressemblance frappante des figures métaphasiques de *Haminea* avec celles que l'on trouve si souvent ailleurs et qui s'expliquent certainement de la façon que nous venons de dire. C'est ensuite le fait que, dans tous les objets, on trouve, comme nous l'avons vu, des chromosomes constitués, dès avant la mise au fuseau, de deux branches plus ou moins parallèles. Nous montrerons même, dans notre seconde partie, que les deux branches chromosomiques sont préparées dès avant le stade d'accroissement, lors du synapsis qui précède ce stade.

Pour dire toute notre pensée, nous ajouterons que nous sommes certain que l'on trouvera, dans les figures de l'anaphase de *Haminea*, une division longitudinale des chromosomes-filles (la figure 28 de l'auteur nous semble en contenir des indices), et par conséquent l'*Haminea* rentrera dans le schéma hétérohoméotypique (p. 254).

Enteroxenos (Bonnevie, 05).

Le travail récent de Bonnevie (15 avril 1905), — paru après le dépôt de notre mémoire, — contient une description toute spéciale de la seconde période pour l'ovogénèse de *Enteroxenos östergreni*. Les chromosomes I présentent généralement les formes classiques : deux branches diversement disposées et affectant souvent des aspects de tétrades. D'après l'auteur, ces deux branches ne sont destinées à se séparer ni à la première ni à la seconde cinèse. A la première métaphase, les chromosomes, qui sont souvent de forme aplatie, se clivent parallèlement à leur large surface, c'est-à-dire de façon à donner naissance à deux chromosomes-filles absolument semblables aux chromosomes-mères, possédant, comme eux, la forme tétradique. De même, à la seconde cinèse, les chromosomes tétradiques se clivent encore une fois en deux chromosomes-filles tétradiques.

Cette description, on le voit, est toute spéciale. Mais elle ne nous paraît pas établie par les figures et l'argumentation de l'auteur. En ce qui concerne la première cinèse, Bonnevie s'appuie sur le fait que les chromosomes-filles seraient, à l'anaphase, absolument semblables, en forme et en grandeur, aux chromosomes-mères, fig. 27, *a* et *b*. Il faut remarquer d'abord

que des formes anaphasiques identiques à celles que représentent ces figures se retrouvent dans tous les objets, où il est évident d'autre part que ce sont les branches constitutives des chromosomes I qui se séparent à la première cinèse. Ensuite, si on admet notre schéma hétérohoméotypique, c'est-à-dire si on admet que les chromosomes-filles de la première figure sont bien les branches constitutives des chromosomes prophasiques, et que de plus ces chromosomes-filles subissent durant l'anaphase une division longitudinale, il est clair qu'ils seront à l'anaphase constitués de deux branches et que, en ce point, ils ressembleront aux chromosomes-mères. La fig. 29 de l'auteur, comparée avec les nombreuses figures anaphasiques que nous avons observées, nous semble montrer clairement la division longitudinale anaphasique. La fig. 39 de l'auteur pour la seconde cinèse est plus difficile à interpréter. Mais nous ne sommes pas convaincu que BONNEVIE n'ait pas confondu des stades de la première cinèse avec des stades de la seconde, et nous devons attendre le mémoire in extenso pour nous former une opinion.

CHAPITRE DEUXIÈME.

Turbellariés.

A. *Dendrocœles marins.*

Les *Dendrocœles marins* ont été cités plusieurs fois, par HAECKER surtout, comme un exemple très net du schéma postréductionnel. Mais les recherches de SCHOCKAERT ont montré définitivement que c'est, là aussi, le schéma hétérohoméotypique (p. 234) qui se vérifie.

Thysanozoon (VAN DER STRICHT, 97, SCHOCKAERT, 02).

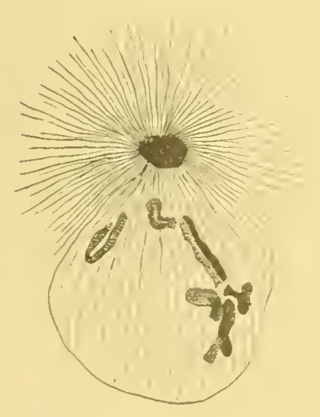


FIG. 105. Chromosomes I définitifs dans le *Thysanozoon brocchii* (SCHOCKAERT, 02).

Nous considèrerons avant tout les descriptions les plus complètes de l'ovogénèse dans ce groupe, celles de VAN DER STRICHT (97) et de SCHOCKAERT (02) sur le *Thysanozoon brocchii*.

Les auteurs sont d'accord en ce qui concerne les formes définitives des chromosomes réalisant le type classique, FIG. 105. De plus, tous deux décrivent une « insertion superposée » (v. p. 232) et la séparation dicentrique des deux branches chromosomiques à la première cinèse. Cela ressort nettement de la com-

paraison des figures prophasiques, FIG. **105**, avec celles de la métaphase, FIG. **106**.

Mais à partir de ce moment, les deux descriptions divergent. D'après VAN DER STRICHT, les chromosomes-filles I, courbés en forme de **V**, passent, sans repos, à la seconde figure. C'est en se brisant à leur angle, par une division *transversale*, qu'ils produisent les chromosomes-filles de la seconde cinèse. Le *Thysanozoon* relèverait ainsi du type *postréductionnel*.

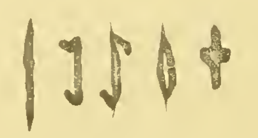


FIG. 106. Métaphase I dans le *Thysanozoon* (SCHOCKAERT, 02)

D'après SCHOCKAERT, au contraire, les chromosomes-filles I, dès l'anaphase, se dédoublent longitudinalement. Ainsi constitués, ils passent directement, du moins en général, au second fuseau où ils se dissocient en leurs deux éléments longitudinaux. Le *Thysanozoon* s'adapterait donc au schéma *hétérohoméotypique*.

Nous allons voir que c'est bien l'interprétation de SCHOCKAERT qui est la vraie.

Notons en premier lieu que SCHOCKAERT a retrouvé les différents types d'insertion métaphasique rencontrés ailleurs : des insertions médianes, terminales, intermédiaires (v. p. 235), FIG. **106**. Or, l'hypothèse de VAN DER STRICHT suppose toutes insertions médianes. Toutes les branches chromosomiques devraient, en effet, s'insérer par leur point médian pour pouvoir posséder, à l'anaphase, la même forme en **V** et se briser plus tard à leur angle. — Il faut d'ailleurs remarquer que VAN DER STRICHT a lui-même dessiné des insertions intermédiaires, FIG. **107** (le dernier bâtonnet à droite), et des insertions terminales, FIG. **108**. L'auteur mentionne même ces dernières dans son texte. Seulement, il n'explique pas la façon dont ces chromosomes s'adaptent, pour la suite des phénomènes, à son interprétation.



FIG. 107. Début de l'anaphase I dans le *Thysanozoon* (VAN DER STRICHT, 97).

Ensuite, et ceci est plus important, SCHOCKAERT a observé clairement la division longitudinale anaphasique, FIG. **109** et **110**. Il a retrouvé les **V** simples, les **V** caudés, les **V** doubles, correspondant aux différents types de l'insertion métaphasique (v. p. 236-7). VAN DER STRICHT, il est vrai, avait rencontré ces aspects et prévu qu'on pourrait les rattacher à une division longitudinale,

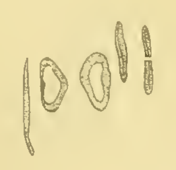


FIG. 108. Métaphase I dans le *Thysanozoon* (VAN DER STRICHT, 97).

mais il les explique en admettant que les deux branches des V anaphasiques se sont d'abord rapprochées jusqu'à un contact étroit et qu'ensuite elles s'écartent de nouveau. De là viendraient ces apparences de division longitudinale. Seulement, il est évident que cette interprétation de VAN DER STRICHT ne peut pas s'appliquer aux

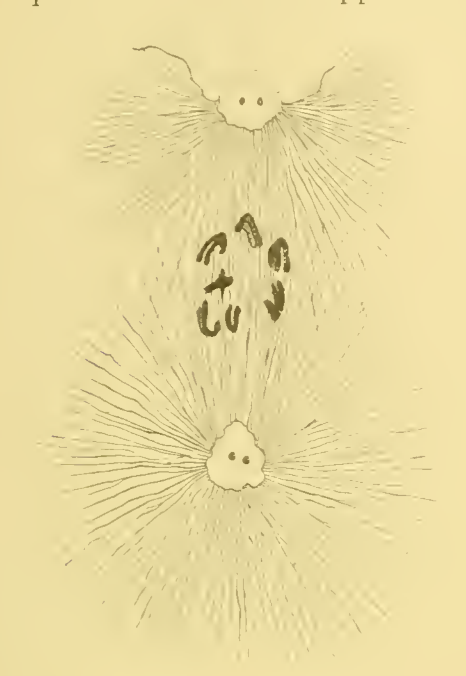


FIG. 109. Anaphase I dans le *Thysanozoon* (SCHOCKAERT, 02). Division longitudinale anaphasique.



FIG. 110. Fin de l'anaphase I dans le *Thysanozoon* (SCHOCKAERT, 02). Division longitudinale anaphasique.

formes anaphasiques telles que SCHOCKAERT les a vues. Cet auteur, en effet, ainsi que nous venons de le rappeler, n'observe pas seulement des V simples, mais aussi des V caudés et des V doubles. Or, ces dernières formes contredisent l'hypothèse de VAN DER STRICHT, qui suppose encore une fois tous V simples et elles ne peuvent s'expliquer que par la division longitudinale de chromosomes-filles à insertions variées.

Ajoutons encore que l'interprétation de SCHOCKAERT se trouve singulièrement confirmée par la parfaite ressemblance de ses figures avec les images si claires et si démonstratives de tant d'autres objets.

Quant au sort ultérieur des chromosomes-filles I longitudinalement dédoublés, il est hors de conteste. Les deux auteurs s'accordent à nier, du moins dans la plupart des cas, l'existence d'un repos intercinétique et ils ont montré que les chromosomes II, dès qu'ils se dégagent du tassement anaphasique I, sont constitués de leurs chromosomes-filles. SCHOCKAERT a de plus observé que, dans leur ensemble, les



FIG. 111. Les chromosomes II dans le *Thysanozoon* (SCHOCKAERT, 02).

chromosomes II présentent les formes caractéristiques des chromosomes-filles I divisés longitudinalement, FIG. **111** et **109-110**. Il est donc certain que les moitiés longitudinales anaphasiques I se séparent au second fuseau, et par conséquent, le *Thysanozoon* rentre dans le *schéma hétérohoméotypique*.

Pour bien saisir la valeur des observations de Schockaert, il faut d'abord, ainsi que nous venons de le dire, les comparer avec celles qui ont été faites sur tant d'autres objets et il faut considérer de plus que les observations de Van der Stricht et de Schockaert ne sont pas au fond essentiellement contradictoires entre elles. Les recherches de Schockaert *complètent* pour ainsi dire, en ce qui concerne la question actuelle, celles de Van der Stricht. C'est encore ici le fait de ne pas avoir insisté sur les différentes insertions et les différentes formes anaphasiques qui a dérobé à Van der Stricht la vraie signification des phénomènes.

Le travail de V. Klinckovstroem (97) et surtout ceux de Francotte (98) ne contiennent, sur la question actuelle, que des données fort incomplètes.

V. Klinckovstroem, dans le *Prosthecerœus vittatus*, ne commence son étude des chromosomes qu'au moment où ces derniers se trouvent déjà à la métaphase. Il signale des formes de poignard, de crochet, d'anneau, de lancette. Les deux chromosomes-filles sont parfaitement symétriques, ils se correspondent « spiegelbildlich », et l'auteur en conclut qu'ils doivent représenter deux moitiés longitudinales. A la seconde cinèse, — qui suit la première après une légère transformation des chromosomes-filles — ceux-ci reparaissent sous deux aspects différents. Normalement, ils possèdent la forme d'une croix, tandis que, dans certains œufs, ils ont la forme d'un bâtonnet. Les chromosomes en croix se partagent en deux, suivant une diagonale de la croix > <. Les chromosomes en forme de bâtonnet paraissent, au contraire, se diviser transversalement. Mais l'auteur n'a pas pu se renseigner avec précision sur ce dernier phénomène.

Klinckovstroem considère comme acquis, — à la suite des recherches antérieures aux siennes, — que les chromosomes I doivent être bivalents et qu'il doit y avoir une cinèse réductionnelle. D'autre part, la première cinèse est, selon lui, équationnelle, ainsi que nous venons de le rappeler; il faut donc admettre, dit-il, que c'est la seconde cinèse qui est réductrice.

Cette description, on le voit, est incomplète et ne peut, — contrairement à ce qu'en a pensé Haecker, — être considérée *en aucune façon*

comme démonstrative du schéma postréductionnel. D'abord, l'auteur n'a analysé ni les formes des chromosomes I définitifs, à la fin de la prophase, ni les modes d'insertion des branches chromosomiques I au fuseau, ni les formes anaphasiques. — De plus, l'auteur n'a pas suivi l'*origine* des formes en croix de la seconde cinèse, ni la façon dont ces croix s'insèrent au fuseau. Ce sont là autant de lacunes fondamentales, en présence desquelles il est *impossible* de trancher la question actuelle. — Remarquons enfin que l'auteur a reconnu lui-même ces lacunes et que son interprétation repose uniquement, ainsi que nous l'avons vu, sur les considérations théoriques suivantes : il faut, dit Klinckovstroem, pour expliquer la réduction, admettre une division transversale des chromosomes ; comme d'autre part la symétrie des chromosomes-filles I, à l'anaphase, indique qu'ils proviennent d'une division longitudinale, c'est donc à la seconde cinèse qu'il faut nécessairement localiser la division transversale. — Quoi qu'il en soit de la nécessité d'admettre une division transversale pour expliquer la réduction, ce raisonnement de l'auteur est sans valeur. En effet, la symétrie des chromosomes-filles I, à l'anaphase, n'implique pas que ces derniers soient de vraies moitiés longitudinales. Cela s'explique simplement par le fait que, avant leur mise au fuseau, les chromosomes I sont constitués de deux branches égales plus ou moins parallèles. Cela ne préjuge donc rien touchant *la valeur* de ces deux branches.

Pour nous, les observations de Klinckovstroem, rapprochées de celles de Schockaert, s'interprètent tout naturellement d'après le schéma hétéro-homéotypique. Les quelques figures de l'auteur rentrent tout à fait dans ce schéma. On y trouve les divers modes d'insertion à la première cinèse, et les formes du début de la seconde cinèse ne sont pas autre chose que les **V** simples et les **V** doubles de l'anaphase I.

Nous ne nous arrêterons pas longtemps à la partie des mémoires de Francotte (98) qui concerne la question actuelle. L'auteur tient les chromosomes des polyclades *(Leptoplana tremellaris, Cycloporus papillosus, Prosthiostomum sipunculus)* pour homologues des groupes quaternes de vom Rath. Il se fonde, pour l'admettre, sur la ressemblance entre les chromosomes prophasiques et métaphasiques des Polyclades et les stades correspondants décrits par vom Rath dans certains Copépodes marins. Une fois admise cette conception des chromosomes I, l'auteur, appliquant aux Polyclades les raisonnements que von Klinckovstroem a formulés pour

Prosthecerœus vittatus et que VOM RATH a proposés antérieurement », se rallie au schéma postréductionnel.

Il faut reconnaître que les recherches de FRANCOTTE ne démontrent rien de ce schéma. L'*unique* donnée sur laquelle l'auteur s'appuie est celle que nous venons de rappeler : elle réside dans la comparaison entre les figures de la Trémelline et les images des Copépodes marins d'après VOM RATH. Or, ces dernières sont extrêmement schématiques. Elles ne démontrent pas du tout la nature tétradique des chromosomes et n'éclairent *en rien* la marche de la première cinèse. Quant au » raisonnement « que l'auteur dit emprunter à VOM RATH, nous ne nous y arrêterons pas. Nous ne ferons remarquer qu'un point. En admettant même que les chromosomes des Copépodes marins et des Polyclades soient de vraies tétrades, on ne pourrait décider le *sens de chacune des deux cinèses* qu'en étudiant de plus près l'*insertion* des chromosomes au premier fuseau; cela serait nécessaire pour trancher le point de savoir laquelle des deux cinèses séparerait les moitiés transversales; or, ni VOM RATH ni FRANCOTTE n'ont étudié ce stade.

On ne peut, au sujet de la présente question, retirer qu'une seule donnée des mémoires de l'auteur : c'est la ressemblance entre les aspects qu'il a observés et ceux qu'ont décrits KLINCKOVSTROEM, VAN DER STRICHT et SCHOCKAERT.

VAN NAME (99), dans le *Stilochus*, ne se prononce pour aucun schéma. Notons seulement que l'auteur a observé les formes classiques (1).

B. *Planaires d'eau douce.*

D'après MATTIESEN (04), les chromosomes I, dans *Dendrocœlum* et *Planaria*, sont d'abord constitués de deux branches diversement enlacées,

(1) Les études sur les Polyclades fournissent un bel exemple du danger qu'il y a à se contenter de « *compter* » les auteurs qui, dans leurs *conclusions*, se prononcent pour tel ou tel schéma. HAECKER, en 1899, faisait ressortir l'accord remarquable qui existait, au point de vue de l'interprétation des cinèses maturatives, entre KLINCKOVSTROEM, FRANCOTTE et VAN DER STRICHT, et il opposait, assez malicieusement, cette belle entente à la désunion qui régnait dans le camp des botanistes. Or, nous pouvons maintenant juger de la valeur de cette entente sur les Polyclades. Nous savons que les mémoires de V. KLINCKOVSTROEM et de FRANCOTTE ne peuvent pas entrer en ligne de compte en faveur du schéma postréductionnel. Nous avons vu, en effet, les lacunes importantes que présentent les observations de ces auteurs. Toute l'interprétation de KLINCKOVSTROEM ne repose que sur des considérations théoriques, et celle de FRANCOTTE, ainsi que le dit VAN DER STRICHT, « s'appuie sur les observations de VOM RATH ». Le mémoire de VAN DER STRICHT est donc le seul dont il eût fallu tenir compte, *dès 1899*, en faveur du schéma postréductionnel.

et que l'auteur considère comme le produit d'une division longitudinale. Ces chromosomes sont au nombre de 8 (nombre *normal* de l'espèce). A la première cinèse, quatre de ces *chromosomes dédoublés* se rendent à un pôle et quatre à l'autre pôle. Pendant la *prophase* II, les moitiés longitudinales se séparent complétement l'une de l'autre dans les quatre chromosomes demeurés dans l'œuf. Les 8 chromosomes simples ainsi formés sont distribués quatre par quatre aux deux pôles de la seconde figure.

Cette description, on le voit, pourrait s'adapter au schéma hétérohoméotypique, puisque la seconde cinèse séparerait des moitiés longitudinales des chromosomes-filles de la première. Néanmoins, nous ne pouvons pas la considérer comme définitive.

Il faut indiquer d'abord les bases de l'interprétation de MATTIESEN. L'auteur n'a rencontré de figures ni de la première ni de la seconde anaphase. Seulement il aurait constaté, d'un côté, 8 chromosomes à la prophase I et, d'un autre côté, seulement 4 chromosomes dans le premier diaster. C'est de là qu'il conclut que la première cinèse partagerait les 8 chromosomes en deux groupes de quatre. De même, il aurait constaté 8 chromosomes à la seconde prophase, tandis que, à la seconde anaphase, il n'aurait observé que 4 bâtonnets. C'est pourquoi il admet que la seconde cinèse sépare aussi 8 chromosomes en deux groupes de quatre. Enfin, dans les cinèses de egmentation, MATTIESEN n'aurait rencontré que 8 chromosomes, ce qui sconfirmerait solidement son interprétation.

Si les numérations faites par l'auteur étaient bien exactes, il faudrait certainement admettre une interprétation du genre de la sienne. Seulement, ces numérations ne nous semblent pas établies.

Dans la figure 28, où MATTIESEN représente les chromosomes demeurés dans l'œuf après la première anaphase, il est assez difficile de compter les chromosomes, mais il est évident qu'ils s'y trouvent en un nombre plus grand que quatre. Et cela d'autant plus que dans la fig. 29 (prophase II), les 8 chromosomes, — qui, d'après MATTIESEN, devraient représenter les moitiés longitudinales des quatre chromosomes de la figure 28, — sont au contraire parfaitement semblables à ces derniers.

Dans la figure 32, qui représente le diaster de la seconde cinèse, il est aussi fort difficile de décider le nombre exact des chromosomes.

Enfin, la figure 46 (cinèse de segmentation), dans laquelle l'auteur compte seulement 8 chromosomes, nous paraît au contraire en montrer au moins *treize*.

Dans ces conditions, étant donnée d'autre part la spécialité assez étrange du mécanisme invoqué par l'auteur (séparation dicentrique de chromosomes complets à la première cinèse, dissociation des chromosomes II en leurs deux moitiés longitudinales *dès la prophase*), étant donnée encore la ressemblance des figures de MATTIESEN avec celles des Polyclades (¹), étant donnés enfin les renseignements que l'auteur apporte sur les stades de synapsis et de spirème (²), nous nous croyons autorisé à réclamer de nouvelles recherches sur les planaires d'eau douce et à attendre le résultat de ces nouvelles investigations pour admettre une interprétation définie.

CHAPITRE TROISIÈME.

Échinodermes.

Paru en même temps que celui de SCHOCKAERT sur les Polyclades, le travail de BRYCE (01) sur l'*Echinus* conclut aussi sans aucune restriction au schéma *hétérohoméotypique* (p. 254). A la métaphase I, FIG. **112**, les chromosomes-filles sont insérés terminalement ou à peu près. Ils acquièrent, par suite d'une division longitudinale, la forme de V, FIG. **112**. Sans aucune reconstitution nucléaire, ils passent au fuseau II et s'y dédoublent en leurs deux éléments longitudinaux.



FIG. 112. Chromosomes de la métaphase et de l'anaphase I dans l'*Echinus*, vus de profil et de face (BRYCE, 01).

Nous n'avons qu'une légère réserve à formuler au sujet de cette description : c'est que, peut-être, l'insertion médiane et l'insertion intermédiaire (v. p. 235) se vérifient pour certains chromosomes I et que, par conséquent, on retrouvera, à l'anaphase, non pas seulement des V simples, mais aussi des V doubles ou des V caudés (v. p. 236-7).

Il n'est pas inutile de relever que l'auteur a observé des tétrades apparentes, mais qu'« une analyse attentive de ces tétrades lui a montré qu'elles sont composées de deux bâtonnets courts et trapus placés côte à côte ».

(¹) Ressemblance que l'auteur fait lui-même ressortir.

(²) Cet argument ne pourra être développé que dans notre seconde partie, lorsque nous étudierons la première période.

CHAPITRE QUATRIÈME.

Copépodes.

Nous arrivons au groupe d'animaux qui, pour beaucoup d'auteurs, a semblé fournir des exemples indiscutables du schéma postréductionnel.

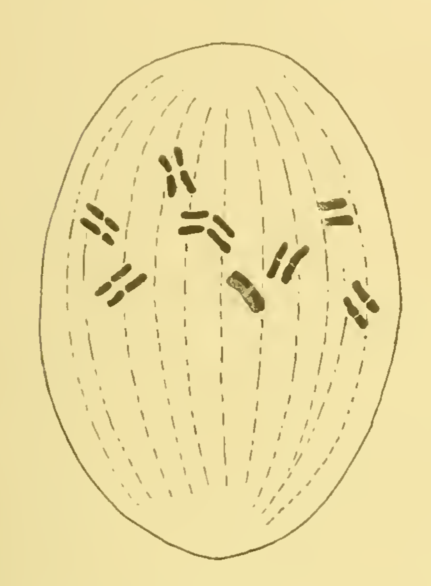


Fig. 113. Fin de la prophase I dans le *Cyclops strenuus* (Rueckert, 93 et 94).

Nous ne mentionnons que pour mémoire les recherches faites par Haecker sur les *Copépodes* antérieurement à 1895. L'auteur lui-même en abandonna les conclusions à la suite des travaux de Rueckert. Il reste maintenant en présence les recherches de Rueckert sur le *Cyclops strenuus* et quelques autres genres (93 et 94), celles de Haecker sur le *Canthocamptus* (95), celles du même auteur sur le *Cyclops brevicornis* (95, 02, 04), celles de vom Rath (95) sur divers Copépodes marins et celles de Lerat (02) sur le *Cyclops strenuus*. Nous examinerons en premier lieu les travaux qui se rapportent au *Cyclops strenuus*.

Cyclops strenuus (Rueckert, 93 et 94, Lerat, 02).

D'après Rueckert, les chromosomes définitifs I du *Cyclops strenuus*, FIG. **113**, sont constitués de deux branches parallèles, — moitiés longitudinales, pour l'auteur, — dont chacune montre une fente transversale, fente incomplète toutefois, car elle est traversée par un large pont de linine. Les deux branches se superposent l'une à l'autre, au fuseau I, et s'écartent l'une de l'autre, vers les pôles, FIG. **114** et **115**. L'intercinèse ne comporte aucun repos. Les chromosomes-filles I, transversalement étranglés, FIG. **116**, se rangent à la seconde figure de façon à coucher leur grand axe le



Fig. 114. Métaphase I dans le *Cyclops strenuus* (Rueckert, 93 et 94).

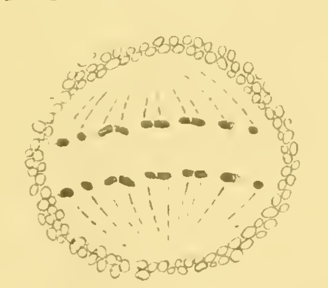
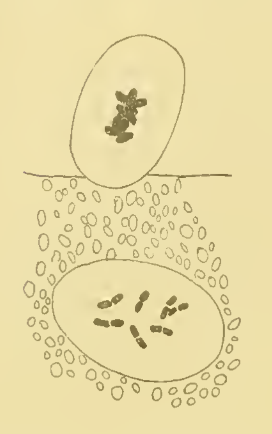


Fig. 115. Anaphase I dans le *Cyclops strenuus* (Rueckert, 93 et 94).

long du fuseau, FIG. **117**. Les moitiés transversales se distribuent aux deux pôles. C'est donc pour ainsi dire le *schéma mathématique de la postréduction.*



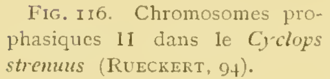


FIG. 116. Chromosomes prophasiques II dans le *Cyclops strenuus* (RUECKERT, 94).

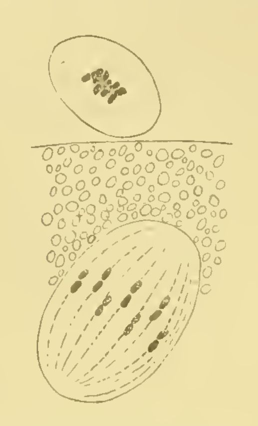


FIG. 117. Métaphase II dans le *Cyclops strenuus* (RUECKERT, 94).

Les figures dont RUECKERT accompagne sa description nous ont toujours semblé *extrêmement schématiques*. Nous avons toujours été frappé de ne retrouver *nulle part*, dans aucun des *nombreux* objets que nous avons eus sous les yeux, des figures de prophase I, de métaphase I, d'anaphase I et de cinèse II, semblables à celles qui sont représentées par l'auteur. Aussi trouvâmes-nous nécessaire de reprendre l'étude du *Cyclops strenuus*. Nous en confiâmes le soin à l'un de nos élèves, M. LERAT. Il ne put malheureusement pas obtenir la série complète de tous les stades. Ses observations s'arrêtent à l'anaphase I. Telles qu'elles sont, néanmoins, elles suffisent à montrer que la description de RUECKERT ne s'applique pas au *Cyclops strenuus* et que cet objet s'adapte lui aussi au schéma hétérohoméotypique (p. 254).

Avant tout, une remarque préliminaire. La comparaison des figures de LERAT, FIG. **118** et **119**, d'une part avec celles des autres objets *auxquelles elles sont identiques* et, d'autre part avec celles de RUECKERT, FIG. **113-115**, dont elles diffèrent considérablement, montre nettement le caractère schématique de ces dernières. La prévention qui en résulte contre les figures du professeur de Munich se trouve encore aggravée par le fait que cet auteur ne s'est servi pour son étude que de la combinaison optique : obj. 1,30, d. f. 2 × oc. 4.



FIG. 118. Les chromosomes I définitifs dans le *Cyclops strenuus* (LERAT, 02).

Examinons maintenant de plus près la description des deux auteurs. En ce qui concerne la *constitution des chromosomes I définitifs*, LERAT a trouvé, à l'inverse de RUECKERT, les formes typiques observées ailleurs : deux branches parallèles, croisées, entrelacées ou divergentes en forme de **V**, FIG. **118**.

De plus, en étudiant les chromosomes avec les oculaires 12 et 18, on constate facilement que les branches chromosomiques sont parfaitement *continues* et ne présentent aucune fente transversale. Et cela s'observe nettement durant *toute la prophase*, FIG. **118**.

Les dessins de RUECKERT s'expliquent en partie par certains aspects qu'on observe parfois *au moment de la mise au fuseau*. On dirait voir alors, au milieu de certaines branches, un endroit plus clair, une petite portion plus pâle correspondant assez bien à l'« étranglement » décrit par RUECKERT. Seulement, il n'y a là rien d'une fente transversale quelconque. Cette apparence d'un espace plus clair est due simplement au commencement de l'écartement dicentrique des deux branches, au point précis où elles sont saisies par le fuseau. En leur point d'attache aux fibres fusoriales, les deux branches sont un peu soulevées dans deux directions opposées. Les portions ainsi écartées légèrement vers les pôles se trouvent donc en deux niveaux différents l'un de l'autre et différents aussi du niveau où gît la portion restante du chromosome. Si donc celle-ci est mise nettement au point, — en vue polaire, — l'endroit correspondant à l'insertion dans chacune des branches, ne se trouvera pas dans le plan de vision claire et il apparaîtra par conséquent sous la forme d'une vague discontinuité. Mais, en manœuvrant la vis micrométrique, on constate *à toute évidence* qu'il n'y a aucune fente réelle [1]. Nous sommes absolument certain qu'il n'y a pas, dans le *Cyclops strenuus*, les tétrades que décrit RUECKERT. La suite des cinèses confirme d'ailleurs complétement ce point.

A l'équateur, LERAT constate, de même que RUECKERT, une insertion superposée (p. 232), FIG. **119**, mais, contrairement au professeur de MUNICH, il retrouve les divers modes d'insertion (p. 235) : terminale, intermédiaire, médiane, FIG. **119**. Cela encore est contre l'hypothèse de RUECKERT ; celle-ci requiert, en effet, pour tous les chromosomes, une insertion médiane.

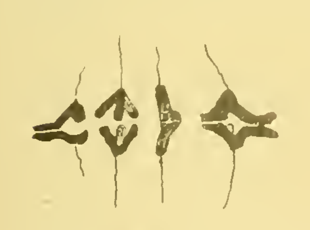


FIG. 119. Métaphase I et début de l'anaphase I dans le *Cyclops strenuus* (LERAT, 02).

Enfin, au début de l'anaphase, FIG. **119**, LERAT observe les formes classiques de la division longitudinale des chromosomes-filles, les **V** simples, les **V** caudés, les **V** doubles (v. p. 236-7).

Pour faire ressortir la portée de ces aspects, il importe de remarquer

[1]) Rappelons d'ailleurs que RUECKERT a toujours observé un pont de linine traversant la fente de chaque branche. Ce prétendu pont de linine n'est pas autre chose que la projection, un peu vague, sur le plan de vision nette, de la partie soulevée de chaque branche.

que les figures dont nous parlons ici montrent, à l'équateur, *deux rangées* de *onze* chromosomes. Le nombre onze étant le nombre réduit dans cette espèce, il en résulte que l'on doit considérer ces figures comme anaphasiques et non pas, — ainsi que le propose Haecker pour des aspects semblables dans le *C. brevicornis*, — comme représentant des *chromosomes I complets* groupés en deux niveaux. La fente qu'on observe dans les chromosomes situés aux deux côtés de l'équateur, est donc bien une division longitudinale anaphasique.

Malheureusement, Lerat n'a rien observé au-delà du début de l'anaphase. Mais, quoi qu'il en soit, on peut conclure que la première cinèse présente dans le *Cyclops strenuus* toutes les allures les plus caractéristiques du schéma hétérohoméotypique; et on ne peut douter que le *Cyclops strenuus* rentre, pour la première cinèse, dans ce schéma.

En ce qui concerne la seconde cinèse, les recherches de Lerat, bien que ne s'étendant pas à ce stade, montrent néanmoins que les figures de Rueckert sont fort schématiques et l'interprétation de l'auteur sans fondement. Il est certain, en effet, que les **V** simples, les **V** caudés, les **V** doubles observés par Lerat à l'anaphase I se maintiennent à travers la brève intercinèse et, par conséquent, les fig. 5 et 6 de Rueckert (94), ici FIG. **116** et **117** ne peuvent répondre à la réalité.

Malgré l'absence de documents au sujet de la seconde cinèse, nous trouverions déraisonnable de supposer sans aucune preuve que ce stade est, dans le *Cyclops strenuus*, tout différent de ce qu'il est ailleurs, alors que, d'autre part, la première cinèse y est parfaitement identique à celle de tous les autres objets, tant végétaux qu'animaux.

Nous croyons pouvoir conclure que le *Cyclops strenuus* rentrera complétement dans le schéma hétérohoméotypique (v. p. 254) (¹).

(¹) Korschelt (03) n'a pas saisi complétement la pensée de Lerat. Il écrit, en effet, que ce dernier considèrerait comme plus probable la formation des chromosomes-filles I par une division longitudinale. Or, cette question de l'origine des chromosomes-filles I, Lerat la réserve expressément comme devant être tranchée par l'étude de toute la prophase I. — Korschelt pense aussi que l'on pourrait donner, des figures métaphasiques de Lerat, une interprétation différente de celle qu'en propose l'auteur et que nous venons de démontrer nous-même. Korschelt n'indique pas cette autre explication. Peut-être veut-il signifier que l'on peut interpréter les figures de Lerat dans le sens d'une préréduction, et alors nous ferions encore remarquer que notre élève, mal compris en ce point par Korschelt, laisse expressément ouverte la possibilité de cette interprétation (*). Mais si Korschelt veut dire que la division longitudinale anaphasique des chromosomes-filles I n'est pas certaine, nous avouons que nous ne trouvons pour notre part aucun motif à semblable hésitation.

(*) Dans son mémoire in extenso qui paraîtra dans cette revue, peu de temps avant le présent travail, Lerat considère les branches chromosomiques I comme représentant des chromosomes somatiques complets et il se prononce pour la préréduction.

Heterocope robusta et Diaptomus gracilis (RUECKERT, 93).

Outre le *Cyclops strenuus*, RUECKERT étudie aussi, dans son mémoire de 1893, l'*Heterocope robusta* et le *Diaptomus gracilis*. L'auteur n'y a suivi que la première cinèse. Il y observerait des tétrades tout à fait typiques, FIG. 120, et il se fonde là-dessus pour y admettre le schéma postréductionnel (1). Ces observations nous paraissent tout à fait insuffisantes, et les objets réclament de nouvelles recherches. Il faut remarquer ici encore que l'auteur n'étudie ces petits chromosomes qu'à l'aide de la combinaison 1,30×6. Cela étant et connaissant, d'autre part, ce que nous savons sur les fausses tétrades, nous ne pouvons sans plus ample information admettre l'existence des groupes quaternes que dessine l'auteur. De plus, les figures de métaphase, FIG. 121, nous paraissent ou trop schématiques ou trop défavorables pour l'étude actuelle.

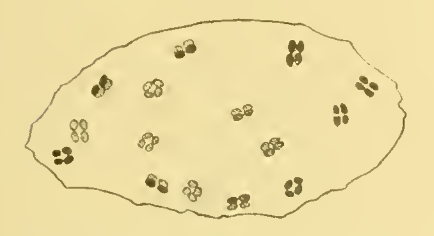


FIG. 120. « Tétrades » dans l'*Heterocope robusta* (RUECKERT, 93).



FIG 121. Métaphase I dans l'*Heterocope robusta* (RUECKERT, 93).

Canthocamptus (HÆCKER, 95) *et Copépodes marins* (v. RATH, 95).

En 1895, HAECKER reprit l'étude du *Canthocamptus* et VOM RATH celle de plusieurs copépodes marins. C'est surtout à élucider l'origine des « groupes quaternes » que les auteurs consacrent leurs soins et leurs figures. VOM RATH y ajoute seulement quelques dessins de métaphase. L'*unique appui* dans ces travaux pour le schéma postréductionnel réside dans la constatation qui y aurait été faite de tétrades véritables, formées de deux branches longitudinales, divisées transversalement.

Après tout ce que nous avons vu dans les pages précédentes, nous ne pouvons vraiment pas nous contenter des figures qui ont été publiées par les auteurs pour admettre même la vraisemblance d'une division transversale des branches chromosomiques à la prophase, d'autant plus que les figures de VOM RATH présentent, comme toutes les figures de cet auteur, le défaut d'une excessive schématisation.

(1) Toutefois, dans l'*Heterocope robusta*, l'auteur n'a pas pu décider si la maturation est préréductionnelle ou postréductionnelle.

Cyclops brevicornis (Hæcker, 95, 02, 04).

Nous devons enfin nous arrêter spécialement aux dernières recherches de Haecker (95, 02 et 04) sur le *Cyclops brevicornis*. La description et l'interprétation de l'auteur, exposées avec une grande clarté, s'écartent considé-

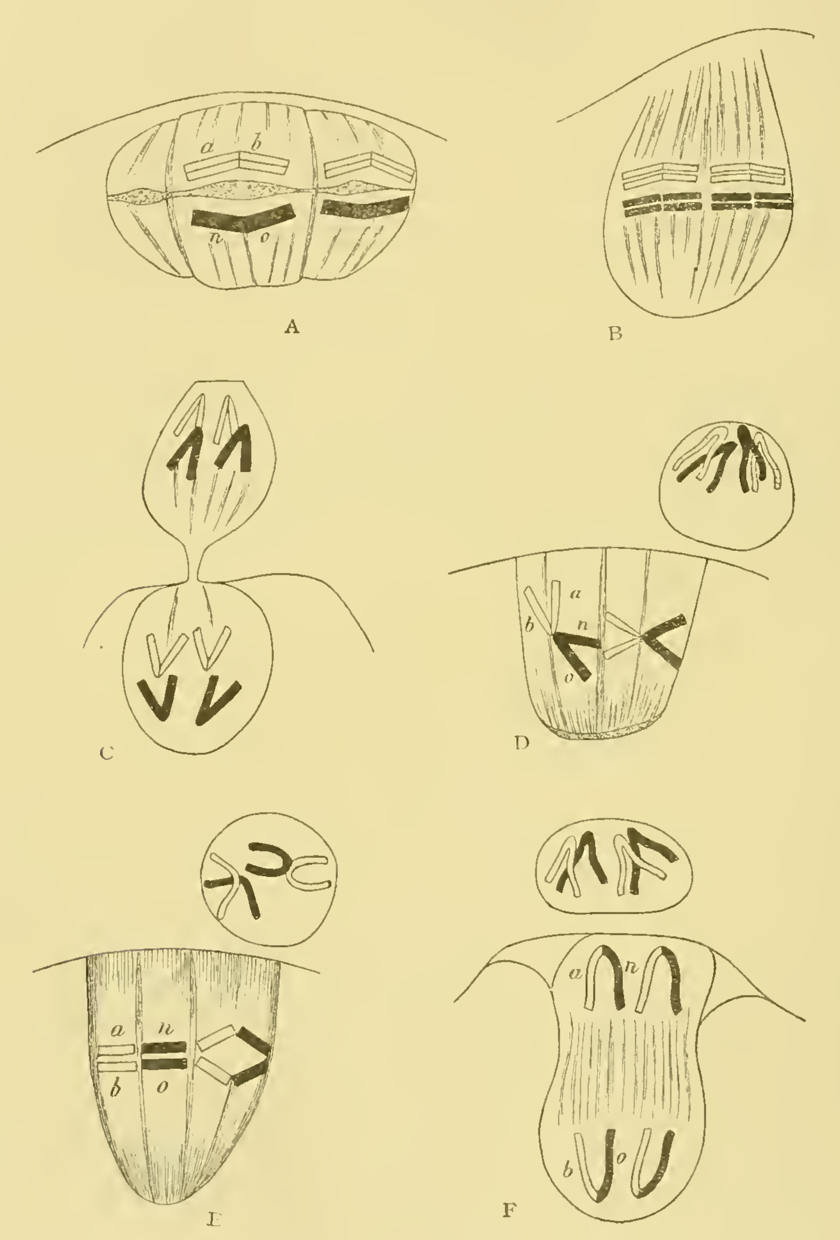


Fig. 122. Schéma des cinèses de maturation dans le *Cyclops brevicornis* (Hæcker, 04).

rablement de celles qui concernent d'autres objets, et même de celles qui se rapportent au *Cyclops strenuus*.

Voici en résumé la description de HAECKER : le nombre normal des chromosomes, dans le *Cyclops brevicornis*, est de 24 ; les ovocytes, à la veille d'abandonner l'oviducte, possèdent 12 chromosomes bivalents rangés en une disposition que l'auteur désigne sous le nom de figure provisoire, FIG. **122**, *A*, **127**, *a* et **128**, *a* : ils se trouvent disposés six par six en deux niveaux, aux deux côtés du plan équatorial. La constitution de ces chromosomes est, d'après l'auteur, identique à celle des chromosomes du *Canthocamptus* et du *Cyclops strenuus*. Chacun d'eux est un groupe quaterne constitué de deux moitiés longitudinales [1] étranglées transversalement. Une sorte de cloison (Scheidewand) installée au niveau de l'équateur sépare en ce moment les deux étages chromosomiques, FIG. **122**, *A*, **127**, *a*, **128**, *a*.

Bientôt le fuseau se forme dans le noyau et la Scheidewand disparait, FIG. **122**, *B*. L'auteur n'a pas rencontré un seul exemple de couronne équatoriale et c'est pour cela qu'il n'a pu observer directement comment se produit le partage, entre les deux pôles, des éléments de chaque groupe quaterne. C'est de la considération des figures de diaster que HAECKER déduit la nature de ce partage. On observe, en effet, à chacun des deux pôles, à la fin de la première cinèse, 12 anses simples non divisées longitudinalement, FIG. **122**, *C*, et **123**. HAECKER en conclut que, à l'anaphase I, ce sont les « moitiés longitudinales » de chaque groupe quaterne, — c'est-à-dire les deux branches chromosomiques, — qui se sont séparées l'une de l'autre vers les pôles.



FIG. 123. Anaphase I dans le *Cyclops brevicornis* (HAECKER, 02).

A partir de ce moment, se passent des phénomènes plus importants encore. Durant l'intercinèse, les 12 anses *bivalentes* s'associent deux par deux en s'opposant l'une à l'autre par leur côté convexe, FIG. **122**, *D*. Au sein des groupes *tétravalents* ainsi formés, chacune des deux anses se brise en son angle, FIG. **122**, *E*. Chacune des moitiés transversales d'une anse entre en rapport et s'unit avec une des moitiés transversales de l'anse associée, FIG. **122**, *E*. D'un *groupe tétravalent a-b + o-n*, FIG. **122**, *D*, il se fait donc deux *groupes bivalents a-n* et *b-o*, FIG. **122**, *E*. Tout cela s'achève à l'équateur du fuseau II. Bientôt, les dyades *a-n* et *b-o* se séparent l'une de

[1] Nous désignons sous ce nom, d'après la conception de HAECKER, les deux *branches chromosomiques*, mais sans nous prononc.r sur leur valeur.

l'autre et se rendent vers les pôles, FIG. **122**, *F*. Par suite de ce manège, le noyau de l'œuf mûr possède *six chromosomes bivalents* formés chacun par l'union de deux chromosomes univalents ayant appartenu à *deux différents* chromosomes bivalents de la première cinèse. L'auteur a de plus observé, dans la première segmentation, 12 chromosomes, qui seraient donc, eux aussi, bivalents.

HAECKER attribue une très grande importance à ces échanges interchromosomiques de la seconde cinèse, à ce qu'il appelle la *synmixie*. Il considère qu'un chromosome bivalent de la première cinèse est formé de deux chromosomes de même origine, soit deux paternels, soit deux maternels. A la seconde cinèse, il se ferait un échange réciproque entre chromosomes paternels et chromosomes maternels. Chacun des chromosomes bivalents de l'ovotide sera ainsi à la fois paternel et maternel.

Telle est l'interprétation de HAECKER. Avant d'en examiner de près les fondements, nous voudrions montrer d'abord que, si elle était vraie, elle ne pourrait, contrairement à ce que pense l'auteur (02, p. 347, et 04, p. 195), s'appliquer à aucun autre objet que le *Cyclops brevicornis*. Voici pourquoi.

La description de HAECKER s'écarte en *deux points* de toutes les descriptions usuelles : le mécanisme de la première cinèse et, surtout, les échanges interchromosomiques de la seconde.

Touchant la première cinèse, nous disons à dessein : le *mécanisme*. En effet, la valeur de la première cinèse serait, d'après HAECKER, identique à ce qu'elle est ailleurs : elle séparerait les deux branches de chaque chromosome I (les deux moitiés longitudinales pour l'auteur). Mais le mécanisme est spécial en ceci que, d'abord, les chromosomes, d'après HAECKER, prendraient, à la prophase, des positions qui simulent une métaphase ou une anaphase, et que, ensuite, la métaphase elle-même serait tellement rapide qu'on ne pourrait pas la rencontrer dans les préparations. Or, sur ces deux points, le *Cyclops brevicornis* serait isolé. D'abord, en faveur de l'arrangement prophasique des chromosomes en deux étages, l'auteur ne cite et peut citer que les observations de KORSCHELT sur l'*Ophryotrocha*. Mais nous avons vu plus haut que ce dernier objet requiert de nouvelles études, ainsi d'ailleurs que le remarque HAECKER lui-même.

Au sujet de la brève durée du stade métaphasique, HAECKER écrit que : « Hier, wie bei sovielen andern Zellformen, diese Phase sehr rasch abläuft ». Cette appréciation de l'auteur nous semble en contradiction avec un grand nombre de données. Il est reconnu, en effet, que l'une des figures qu'on

rencontre le plus est la métacinèse dans le sens précis où la définit HAECKER (« die Voneinanderlösung der Spalthaelften ») et tous les auteurs en montrent de beaux exemples. Dans le *Cyclops strenuus*, entre autres, c'est bien le stade que nous avons rencontré le plus fréquemment, en dehors de la prophase, dans les préparations de LERAT. A cela peut-être HAECKER répondra-t-il que, précisément, c'est à tort qu'on a tenu pour métaphasiques les figures à deux niveaux de chromosomes, qui, à son avis, doivent être considérées comme précédant la métaphase. Mais cette interprétation serait sans nul doute erronée. Dans les figures que les auteurs appellent métaphasiques, — nous avons insisté sur ce point à propos du *Cyclops strenuus*, — on observe non pas deux niveaux de $\frac{n}{4}$ chromosomes (¹), ainsi que le requiert l'interprétation de HAECKER, mais deux niveaux de $\frac{n}{2}$ et, par conséquent, ces images représentent bien la distribution, à chacun des pôles, de $\frac{n}{2}$ chromosomes-filles.

C'est surtout en ce qui concerne les *échanges synmixiques* de la seconde cinèse que HAECKER cherche des appuis dans les données de la littérature. Il trouve d'abord, dans les observations de MONTGOMERY, des processus différents en eux-mêmes, mais de signification identique. Ce point toutefois touche la première période et nous n'avons pas à y entrer ici. Disons seulement dès maintenant que la question des *conjugaisons* chromosomiques est tout autre dès qu'on la place sur le terrain de la première période. — L'auteur insiste encore et surtout sur « die grosse Aehnlichkeit, welche die bei *Cyclops* auftretenden H- und X-förmigen Figuren, welche durch die Paarung der elterlichen Chromosomen zu Stande kommen, mit den bei manchen andern Objecten (Seeplanarien, Tritonen, Liliaceen) an der gleichen Stelle der Reifungsperiode beobachteten X-förmigen Elementen zeigen ». L'assimilation de l'auteur, ici encore, ne nous semble pas justifiée, et son interprétation doit demeurer isolée. En effet, pour pouvoir faire remonter à des appariements de chromosomes-filles I l'origine des « croix » chromosomiques de la seconde cinèse et pour admettre la marche de cette dernière telle que la conçoit HAECKER, il faudrait constater plusieurs points. Il faudrait d'abord que ces croix, — représentant, d'après HÆCKER, *deux chromosomes bivalents*

(¹) *n* désignant le nombre normal.

associés, — fussent en nombre $\frac{n}{4}$ à la télophase I, à la prophase II et à la métaphase II; de plus, les chromosomes-filles II anaphasiques devraient, eux aussi, être en nombre $\frac{n}{4}$; et enfin, ces derniers devraient tous, en se rendant aux pôles, posséder la forme de **V**. Or, dans tous les objets étudiés à ce point de vue, notamment *dans tous ceux que mentionne* HÆCKER à l'appui de sa théorie, on observe ce qui suit : a) les croix de la télophase I et de la cinèse II, — ou, plus généralement, les chromosomes II, — existent en nombre $\frac{n}{2}$ [GRÉGOIRE (99), fig. 26 et 35, ici FIG. **124**; SCHOCKAERT (02), fig. 34 et 40, ici FIG. **125**; JUEL (00), fig. 14, etc.]; b) les chromosomes-filles II sont aussi en nombre $\frac{n}{2}$; c) enfin, ils possèdent souvent la forme de bâtonnets un peu recourbés à leur extrémité polaire, FIG. **126**. — D'ailleurs, dans les objets cités par HÆCKER, les branches chromoso-



FIG. 124. Chromosomes II dans le *Lilium speciosum* (GRÉGOIRE, 99).



FIG. 125. Chromosomes II dans *Thysanozoon brocchii* (SCHOCKAERT, 02).

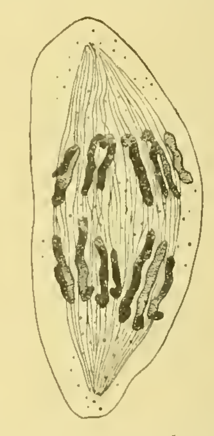


FIG. 126. Anaphase II dans le *Lilium speciosum* (GRÉGOIRE, 99).

miques II sont certainement les moitiés longitudinales anaphasiques I, et ce sont ces branches qui se séparent au second fuseau. — Ajoutons enfin, que toute l'hypothèse de HÆCKER est inapplicable aux cas où le nombre réduit de chromosomes est impair (*Thysanozoon* $\frac{n}{2} = 9$, *Cyclops strenuus* $\frac{n}{2} = 11$, *Sagitta* $\frac{n}{2} = 9$, *Paludina* $\frac{n}{2} = 7$, *Mantis* $\frac{n}{2} = 7$, etc.).

On voit donc que l'interprétation de HÆCKER, si elle se vérifiait pour *Cyclops brevicornis*, ne pourrait s'appliquer qu'à ce seul objet.

Mais examinons maintenant de plus près les fondements de l'opinion

de l'auteur dans le *Cyclops brevicornis* lui-même, et voyons d'abord si une autre explication de la I[e] cinèse n'est pas plus plausible. Voici quelle serait cette autre explication. On pourrait penser que les FIG. **122**, *A* et *B*, **127**, *a*, **128**, *a*, représentent, non pas un aspect prophasique, mais la métaphase elle-même (¹); les chromosomes situés de chaque côté du plan équatorial seraient des *chromosomes-filles* subissant la division longitudinale anaphasique (v. p. 236). Si cette interprétation est légitime, il faudrait admettre que, dans cette figure, il existe à chaque niveau, aux deux côtés de l'équateur, non pas six chromosomes seulement, ainsi que le pense HÆCKER, mais 12 chromosomes, représentant chacun *une des branches* de l'un des *12 chromosomes* prophasiques. Ainsi interprétées, les figures rentreraient dans le schéma hétérohoméotypique (v. p. 254).

On voit donc que l'interprétation des figures de HÆCKER pour la première cinèse, dans le *Cyclops brevicornis*, ne dépend que d'un seul point : les FIG. **126**, *A* et *B*, **127**, *a*, et **128**, *a*, sont-elles prophasiques, ainsi que l'admet HÆCKER, ou bien sont-elles métaphasiques? Or, c'est cette seconde hypothèse qui nous semble la vraie.

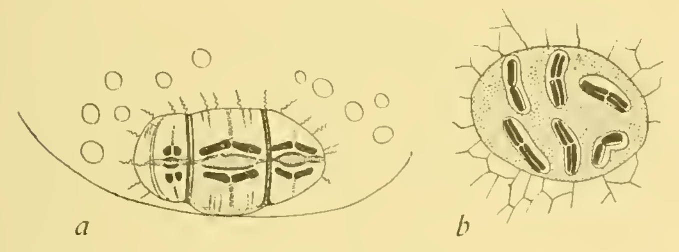


FIG. 127. « Figure provisoire » dans le *C. brevicornis* : *a*, en vue faciale; *b*, en vue polaire (HÆCKER, 02).

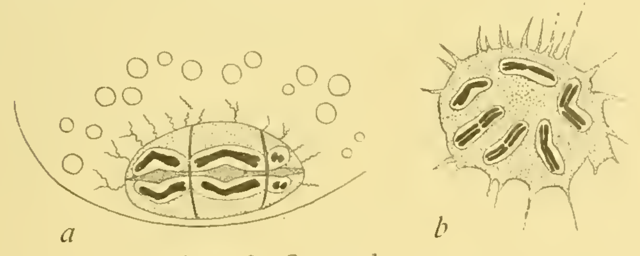


FIG. 128. Comme la FIG. 127.

D'abord l'argument apporté par l'auteur en faveur de son interprétation ne nous paraît aucunement convaincant. HÆCKER s'appuie sur les FIG. **127**, *b*, et **128**, *b*, *qui montreraient*, *en vue polaire*, *le même stade que celui des* FIG. **127**, *a*, et **128**, *a*. Or, les FIG. **127**, *b*, et **128**, *b*, ne contiennent, dit l'auteur, que 6 chromosomes chacune, et par conséquent les FIG. **127**, *a*, et **128**, *a*, comportent deux niveaux de 6 chromosomes seulement. Elles ne peuvent donc correspondre à la métaphase, puisque celle-ci, ainsi que le prouvent les figures d'anaphase, FIG. **123**, comporte la migration de 12 bâtonnets vers chaque pôle. Tel est l'argument de HÆCKER, pour prouver que les FIG. **127**,

(¹) Ou peut-être le début de l'anaphase. Nous emploierons ici le nom de métaphase, en incluant le commencement de la séparation anaphasique.

a, et **128**, *a*, sont prophasiques. — Nous devons avouer que rien ne nous paraît démontrer le fondement de cette argumentation; rien ne nous paraît démontrer que les FIG. **127**, *b*, et **128**, *b*, sont bien des vues polaires du stade des FIG. **127**, *a*, et **128**, *a*. C'est même le contraire qui semble vrai. En effet, dans les FIG. **127**, *b*, et **128**, *b*, les chromosomes sont distribués sans ordre et, en partie du moins, radiairement, tandis que, dans les FIG. **127**, *a*, et **128**, *a*, ils sont placés tangentiellement; c'est pourquoi nous pensons que les FIG. **127**, *b*, et **128**, *b*, montrent, incomplétement, les chromosomes prophasiques, tandis que les FIG. **127**, *a*, et **128**, *a*, montrent le début de l'écartement anaphasique. Quoi qu'il en soit, l'interprétation de l'auteur n'est pas démontrée.

Ensuite, si les FIG. **127**, *a*, et **128**, *a*, ne sont pas métaphasiques, il semble impossible d'expliquer le partage anaphasique des chromosomes. En effet, ou bien ce partage se ferait par l'intermédiaire d'une vraie figure métaphasique, ou bien il se produirait sans l'intervention d'une semblable figure.

Dans la première hypothèse, il faudrait qu'il existât une transition entre l'étape des FIG. **127**, *a*, **128**, *a*, et celle de la métaphase, et, ensuite, une transition entre cette dernière et l'anaphase. Or, cette double transition supposerait un remaniement considérable des positions chromosomiques, et on devrait certainement en observer des traces, contrairement à ce que dit HÆCKER.

Dans la seconde hypothèse, c'est-à-dire si on n'admet pas que les „groupes quaternes“ se trouvent, à un moment donné, rangés en une couronne équatoriale, comment expliquer alors la distribution aux deux pôles d'une moitié de chaque chromosome de la FIG. **122**, *A*? Les connaissances que nous possédons maintenant sur le mécanisme de la mitose ne nous permettent pas de nous représenter une moitié de chacun des chromosomes *ab*, *no*, FIG. **122**, *A*, — situés de deux côtés différents de l'équateur, — se rendant vers le même pôle, tandis que les autres moitiés de *ab* et de *no* seraient transportées vers l'autre pôle. — C'est là une seconde raison qui nous fait penser que les FIG. **122**, *A* et *B*, **127**, *a*, **128**, *a*, sont bien métaphasiques, — ou anaphasiques.

Enfin, nous en appelons encore, et d'une façon toute spéciale, à la ressemblance étonnante que l'on peut constater entre les figures que nous discutons et *tant de figures certainement métaphasiques* observées ailleurs, en particulier dans le *Cyclops strenuus*. Cette ressemblance, relevée d'ailleurs par HÆCKER, est, disons-nous, étonnante : non seulement les „chro-

mosomes - des FIG. **127**, *a*, et **128**, *a*, sont bien régulièrement distribués en deux niveaux, mais ils sont de plus parfaitement symétriques d'un niveau à l'autre; ils sont, au total, en forme de V tournant leur courbure vers le pôle; ils montrent une division longitudinale absolument identique à celle de tant de chromosomes-filles hétérotypiques et se rapprochant tout particulièrement de celle qu'on observe dans le *Cyclops strenuus*, FIG. **119**. La ressemblance dont nous parlons ici est d'autant plus significative que, en dehors des FIG. **127**, *a*, et **128**, *a*, HÆCKER n'observe rien qui rappelle le stade, ailleurs si long (¹) de métaphase. HÆCKER a lui-même, à plusieurs reprises, insisté fort justement sur l'importance des similitudes constatées entre tant d'objets. Il nous parait que la ressemblance est surtout frappante ici et qu'elle exige nécessairement l'unité d'interprétation.

Pour ces diverses raisons, nous considérons comme métaphasiques les FIG. **127**, *a*, **128**, *a*, **122**, *A* et *B*, et nous admettons que les chromosomes-filles I dans le *Cyclops brevicornis*, comme dans le *Cyclops strenuus*, *subissent une division longitudinale anaphasique*.

En ce qui concerne la II[de] cinèse, nous dirons que les observations de HÆCKER nous semblent appeler un complément. Les remarques que nous venons de faire au sujet des figures de HÆCKER pour la I[re] cinèse et l'interprétation que nous avons donnée pour ces figures nous portent à penser que l'auteur a schématisé les aspects de la seconde mitose.

En résumé, l'interprétation de HÆCKER, si elle s'appliquait au *Cyclops brevicornis*, devrait néanmoins demeurer tout à fait isolée. De plus, elle n'est pas démontrée même pour le *C. brevicornis* et il y a de bonnes raisons de penser que la première cinèse s'accomplit, dans cet animal, d'après le schéma hétérohoméotypique (p. 254).

CHAPITRE CINQUIÈME.

Némathelminthes.

Ascaris megalocephala.

Tous les auteurs qui ont étudié l'*Ascaris megalocephala* (ovogénèse ou spermatogénèse) (²) y ont retrouvé des *tétrades*, d'abord observées par

---

(¹) Spécialement dans le *Cyclops strenuus*.

(²) Les auteurs qui ont étudié l'*Ascaris* sont très nombreux. Ce sont VAN BENEDEN et JULIN (84), VAN BENEDEN (83), NUSSBAUM (84), CARNOY (86 et 87), BOVERI (87 et 88), BRAUER (92), HERTWIG (90), CARNOY et LEBRUN (97), SABASCHNIKOFF (97), MOSZKOWSKI (02), MONTGOMERY (04), BOVERI (04).

Carnoy (86). Ces tétrades sont toutefois bien différentes de celles qu'on a décrites ailleurs, même abstraction faite de leur mode de formation. Elles sont constituées non pas de quatre granules, ni non plus de deux branches fendues transversalement, mais de quatre *bâtonnets* allongés, juxtaposés parallèlement en un faisceau [1]. Boveri, le premier, en 1887, émit l'opinion que chacun de ces groupes quaternes se dédouble, à la première cinèse, en deux dyades, et que celles-ci, sans intervention d'aucun repos, se dissocient, au second fuseau, en leurs deux éléments. Ces données furent ensuite admises par tous les auteurs [2].

S'il en est bien ainsi, c'est-à-dire si les tétrades se dédoublent bien de la façon qui a été décrite par Boveri, on voit que le sens des deux cinèses, dans l'*Ascaris*, dépend *uniquement* de l'origine et du mode de formation des tétrades elles-mêmes, et que, par conséquent, l'on ne peut pas, dans cet animal, étudier la seconde période séparément de la première. Nous ferons seulement remarquer ici que, ayant observé nous-même les figures de l'*Ascaris*, nous y avons trouvé plusieurs aspects qui sont fort difficiles à interpréter et nous estimons que des recherches nouvelles sont tout à fait nécessaires. — De plus, nous insistons sur la différence que nous venons de signaler entre les tétrades de l'*Ascaris* et celles qu'on a décrites ailleurs. On représente *trop souvent* les groupes quaternes de l'*Ascaris* comme constitués de quatre chromatides *sphériques*. C'est ainsi que R. Hertwig (03) écrit : « Sehr häufig findet man die so charakteristischen *Tetraden* oder *Viererkugeln*. Von der 2 Chromosomen der *A. megalocephala* z. B. besteht ein jedes aus 4 kugeligen Teilen, die in der Weise angeordnet sind, dass sie die Ecken eines Quadrats einnehmen » (p. 470). Cette description inexacte des tétrades de l'*Ascaris* est certainement la source de beaucoup de confusion dans la question actuelle.

Après l'achèvement de notre mémoire, nous recevons les deux travaux que Tretjakoff (04) consacre à l'ovogénèse et à la spermatogénèse dans l'*Ascaris megalocephala*. D'abord l'ovogénèse : en ce qui concerne les quatre éléments de la « tétrade », l'auteur fait remarquer que, avant de se trouver dans la position décrite par Boveri, — c'est-à-dire, avant d'être placés, parallèlement les uns aux autres, suivant les quatre arêtes d'un prisme carré,

(1) Nous n'avons pas cru nécessaire de reproduire des figures de l'*Ascaris*. Le souvenir en est certainement présent à tous nos lecteurs.

(2) Sauf par Moszkowski (02).

— ils se trouvent d'abord nettement disposés en deux « groupes binaires ». Il observe de plus que les quatre bâtonnets de la tétrade montrent, dans certains cas, une division transversale. Touchant le partage de ces tétrades au cours des deux cinèses, TRETJAKOFF se rallie à la description de BOVERI. Seulement, l'auteur considère *les deux groupes binaires* qui composent une tétrade de l'*Ascaris* comme correspondant *chacun* à *une tétrade des Copépodes*, c'est à-dire à un chromosome bivalent divisé longitudinalement. La « tétrade » de l'*Ascaris* aurait donc pour symbole $\frac{ab}{ab}+\frac{cd}{cd}$. L'auteur admet, de plus, que la première cinèse sépare les moitiés longitudinales de chacun de ces groupes binaires, c'est-à-dire qu'elle dédouble la tétrade en ab + cd et ab + cd. La seconde cinèse, au contraire, sépare, dans les dyades, les chromosomes bivalents, c'est-à-dire qu'elle dédouble la dyade ab + cd en ab et cd. La seconde cinèse serait ainsi réductrice, mais d'une façon spéciale.

Dans la spermatogénèse, TRETJAKOFF décrit des chromosomes analogues à ceux de l'ovogénèse. Il reconnaît que, d'après les cas normaux, il est impossible de se renseigner sur la façon dont se partagent les chromosomes au cours des deux cinèses. Seulement, il a observé certains cas anormaux qui éclairent vivement, selon lui, la marche des divisions. Dans ces cas, — chez la variété *bivalens*, — le noyau possède, à la fin de la prophase, non pas deux groupes quaternes, mais quatre groupes binaires, nettement distincts et *séparés les uns des autres*. Les deux branches qui constituent chacun de ces groupes binaires sont, d'après l'auteur, des moitiés longitudinales. De plus, TRETJAKOFF observe dans ces chromosomes une division transversale. Aussi considère-t-il encore ces groupes binaires comme des chromosomes bivalents divisés longitudinalement, c'est-à-dire comme des tétrades du type des Copépodes. Or, à la première métaphase, ces groupes binaires se dédoublent en leurs moitiés longitudinales. Dans la suite, les éléments chromosomiques subissent une sorte de désagrégation, par suite de laquelle il est difficile de se renseigner sur la marche exacte de la seconde cinèse. L'auteur admet, toutefois, que cette dernière distribue à chacun des deux pôles deux chromosomes bivalents. La première mitose serait donc équationnelle et la seconde réductionnelle, ainsi que dans l'ovogénèse.

On voit que la description et l'interprétation de TRETJAKOFF s'écartent considérablement du schéma de BOVERI. Nous devons reconnaître toutefois qu'elles ne sont pas établies.

D'abord, dans l'ovogénèse, l'auteur ne démontre pas que ce ne sont pas les groupes binaires qui se séparent à la première cinèse. Dans la spermatogénèse, il dit lui-même que ce point ne ressort pas de l'étude des cas normaux. Quant aux cas anormaux, il faudrait d'abord établir sûrement leurs relations avec les cas normaux et, de plus, il faut avouer que les figures de Tretjakoff, à partir de la métaphase, sont fort difficiles à élucider et qu'il est malaisé de se faire une opinion d'après leur inspection.

Les recherches de Tretjakoff montrent que l'*Ascaris* n'était pas encore assez complétement étudié, mais elles ne nous semblent pas élucider définitivement cet objet difficile.

C'est aussi la remarque qui nous semble devoir être faite au sujet des observations de Moszkowski (02).

Sagitta (Boveri, 90, Stevens, 04).

Il faut d'abord rappeler un fait observé par Boveri (90) dans le *Sagitta* et qui est favorable au schéma hétérohoméotypique. L'auteur a constaté que les chromosomes-filles I sont divisés longitudinalement dès l'anaphase I. Seulement, l'auteur n'a pas étudié les relations entre ces chromosomes filles et les branches constitutives des chromosomes prophasiques, ni non plus le sort ultérieur des moitiés longitudinales anaphasiques.

De la description de Boveri, il faut rapprocher celle de Stevens (04) : l'auteur observe, dans le *Sagitta elegans*, les mêmes aspects que Boveri a constatés dans le *Sagitta bipunctata*, c'est-à-dire des chromosomes-filles I constitués, dès la métaphase, de deux branches juxtaposées suivant leur longueur; mais il faut d'abord répéter la remarque que nous venons de faire à propos de Boveri. Il faut noter de plus que, observant, à la métaphase, entre les deux branches constitutives de chaque chromosome-fille I un écartement plus grand que celui qui existe entre les deux chromosomes-filles eux-mêmes, Stevens est portée à considérer les deux « moitiés » anaphasiques de chaque chromosome-fille I comme représentant deux chromosomes accolés. L'auteur se rallierait ainsi au schéma postréductionnel. Il est à peine nécessaire de faire remarquer le caractère purement hypothétique de cette interprétation.

En résumé, le *Sagitta* n'apporte jusqu'ici qu'une seule donnée intéressante, c'est que les chromosomes-filles I sont constitués de deux branches juxtaposées suivant leur longueur.

Le mémoire de Carnoy (87) sur divers Nématodes contient des figures fort intéressantes. Mais ces objets réclament de nouvelles recherches.

CHAPITRE SIXIÈME.

Annélides.

Ophryotrocha (Korschelt, 95).

Dans l'*Ophryotrocha puerilis* (Korschelt, 95), les cinèses de maturation présenteraient, selon les différents œufs, deux modalités différentes. L'une cependant est plus importante que l'autre et dans son Lehrbuch, récemment publié (03), Korschelt ne rappelle que celle-là. En voici les grands traits. A la fin de la prophase, quatre chromosomes (*nombre normal* de l'espèce), formés chacun de deux branches, fig. **129**, *a*, se rangent au fuseau en deux groupes binaires; dans chacun de ceux-ci, l'un des chromosomes est orienté vers un pôle, et le second vers l'autre pôle, fig. **129**, *b* et *c*. La première cinèse distribue ainsi à chacun des deux pôles deux chromosomes complets. La fente qui sépare les deux branches de chaque chromosome s'oblitère durant l'anaphase, fig. **129**, *d*, et ne reparaît qu'à la fin de ce stade : à ce moment, les deux branches se séparent complètement dans chaque chromosome et la couronne polaire est faite de quatre corps chromatiques indépendants, fig. **129**, *e*. Les »chromosomes-filles« I reparaissent, à la prophase II, formés de leurs deux branches et celles-ci se séparent ensuite

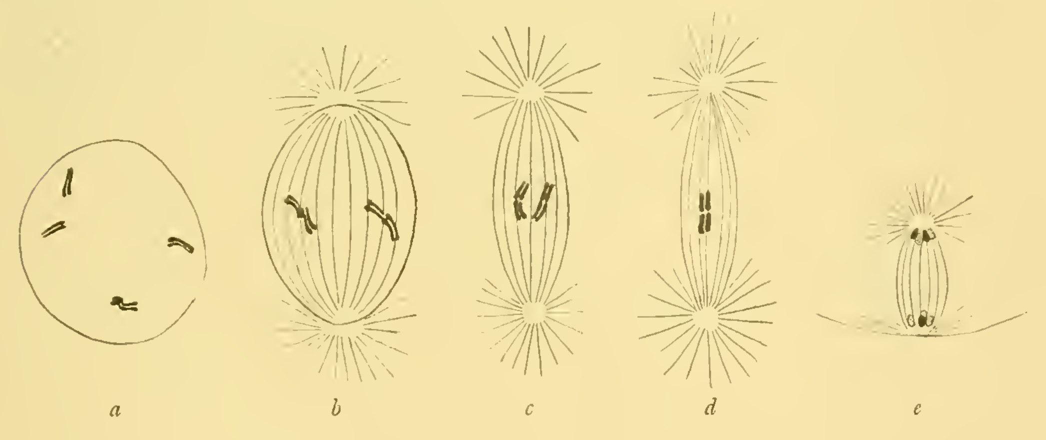


Fig. 129. Première cinèse dans l'*Ophryotrocha puerilis* (Korschelt, 95).

l'une de l'autre. Ajoutons que, d'après l'auteur, la fente qui sépare les deux branches de chacun des 4 chromosomes I, fig. **129**, *a*, *b*, *c*, représente une division longitudinale.

L'interprétation de Korschelt, on le voit, peut se rattacher au schéma hétérohoméotypique, tel que nous l'avons défini (p. 254). Il faudrait, pour

cela, considérer les chromosomes de la FIG. 129, *a*, comme correspondant chacun, non pas à un *chromosome maturatif complet des autres objets*, mais simplement à *une des branches d'un tel chromosome*, branche qui serait divisée longitudinalement. La différence entre cet objet et les autres consisterait alors en ce que les branches constitutives des chromosomes I, ailleurs réunies dès le début, se trouveraient au contraire ici séparées jusqu'au stade de métaphase. Il faudrait donc considérer l'*Ophryotrocha* comme présentant une *variante* du schéma hétérohoméotypique.

Malheureusement, nous ne croyons pas pouvoir accepter, telles qu'elles sont, les observations et l'interprétation de KORSCHELT, et notre hésitation à les admettre est fondée sur deux considérations.

C'est d'abord la variation constatée par l'auteur dans le nombre et la forme des chromosomes chez cet animal. Les cellules somatiques, d'après KORSCHELT, montrent *quatre* ou *huit* chromosomes; de même, la métaphase maturative I possèderait, au fuseau, parfois deux niveaux de deux chromosomes en forme de bâtonnets, FIG. 129, *d*, parfois deux niveaux de quatre chromosomes, FIG. 130. De plus, l'anaphase I montre parfois quatre chromosomes en forme de V, *fort isolés les uns des autres*, FIG. 131; enfin, la métaphase II, FIG. 132, comporte toujours quatre chromosomes en forme d'anses, *nettement distincts* les uns des autres, ne pouvant, semble-t-il, représenter, en aucune façon, deux groupes de deux moitiés longitudinales.

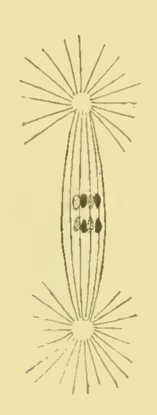


FIG 130. Métaphase I, à deux rangs de 4 chromosomes, dans l'*Ophryotrocha* (KORSCHELT).

Ces données soulèvent la question de l'existence, dans l'*Ophryotrocha*, de deux types différents, l'un à 4, l'autre à 8 bâtonnets somatiques. Et il faudrait avant tout élucider ce point pour pouvoir interpréter les figures de maturation.

Notre hésitation est fondée, en second lieu, sur la nature même du processus cinétique, tel qu'il est décrit par KORSCHELT. Le mode d'insertion au fuseau I, FIG. 129, *c* et *d*, la disparition si complète, à l'anaphase, FIG. 129, *d*, de la distinction entre les branches chromosomiques, auparavant si marquée, la séparation si considérable de ces branches durant la fin de l'anaphase, ces différents points, sans nous sembler impossibles à admettre, nous paraissent du moins réclamer une solide confirmation. En ce qui concerne spécialement l'insertion métaphasique I, il faut remarquer d'abord qu'on n'a pas d'exemple démontré de chromosomes couchant leur grand axe dans un plan axial

de la figure, et que, de plus, d'après les figures de l'auteur, les deux chromosomes doubles seraient toujours groupés sur une même face du fuseau et cela très étroitement, c'est-à-dire suivant deux génératrices très voisines, FIG. **129**, *d*. Or, dans l'*Ascaris bivalens*, les deux chromosomes, — qui, d'abord, placent leur grand axe perpendiculairement à l'axe de la figure, — sont, le plus souvent, disposés sur une portion assez considérable du pourtour fusorial. Le plus souvent, l'un d'eux étant vu de face, l'autre n'est visible que de profil. — Nous doutons d'autant plus de l'interprétation de KORSCHELT que la FIG. **129**, *a*, montre des chromosomes possédant les formes tout à fait classiques et que, pour *toutes les secondes cinèses*, KORSCHELT dessine *quatre* chromosomes *en forme de* V, FIG. **132**, absolument indépendants les uns des autres.



FIG. 131. Anaphase I, à 4 chromosomes en forme de V, dans l'*Ophryotrocha* (KORSCHELT).



FIG. 132. Métaphase II, en vue polaire, dans l'*Ophryotrocha* (KORSCHELT).

En un mot, bien que l'interprétation de KORSCHELT soit une confirmation, au point de vue de la *signification finale*, du schéma que nous défendons ici, et que nous considérons comme général, il faut reconnaître que cette interprétation n'est pas établie et que l'*Ophryotrocha* réclame de nouvelles recherches. Nous pensons qu'un examen nouveau y fera découvrir le processus hétérohoméotypique, mais s'accomplissant d'après le schéma qui se vérifie dans les autres objets [1].

Ilyodrilus et *Rhynchelmis* (VEJDOVSKY et MRAZEK, 03).

Dans l'ovogénèse de l'*Ilyodrilus* et du *Rhynchelmis*, VEJDOVSKY et MRAZEK (03) n'ont pas suivi complétement l'évolution chromosomique. Néanmoins, les auteurs adoptent pour leurs objets l'interprétation qui, disent-ils, a été « festgestellt » dans les Polyclades par KLINCKOVSTROEM, FRANCOTTE et VAN DER STRICHT, c'est-à-dire le schéma postréductionnel. Voici les données des auteurs : à la prophase, dans l'*Ilyodrilus*, les chromosomes I présentent les formes classiques, FIG. **133**; par analogie avec les autres objets, les auteurs admettent que chacune des branches

(1) J'ai confié à un de mes élèves l'étude de la spermatogénèse et de l'ovogénèse dans l'*Ophryotrocha*. J'ai pu observer déjà, dans la *spermatogénèse*, des figures metaphasiques semblables à ce qu'on voit ailleurs, et tout à fait différentes de celles qu'a données KORSCHELT pour l'ovogénèse.

serait bivalente; à la métaphase, les chromosomes possèdent le plus souvent la forme d'un *f*, FIG. **134** et **135**. Les deux chromosomes-filles (» natürlich bivalent «) se raccourcissent à l'anaphase, puis se replient en deux et les deux branches ainsi délimitées, — représentant chacune un chromosome somatique, — se rapprochent assez intimement, FIG. **136**. A la seconde cinèse, les deux branches se croisent de différentes façons, FIG. **137**, et se séparent l'une de l'autre lors de la métaphase.



FIG. 133. Chromosomes I définitifs dans l'*Ilyodrilus* (VEJDOVSKY et MRAZEK, 03).



FIG. 134 Formes chromosomiques de la métaphase I dans l'*Ilyodrilus* (VEJDOVSKY et MRAZEK, 03).



FIG. 135. Métaphase I dans l'*Ilyodrilus* (VEJDOVSKY et MRAZEK, 03).

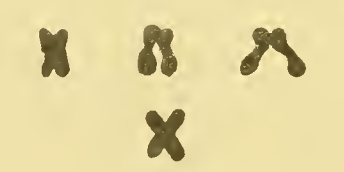


FIG. 136. Chromosomes-filles I à l'anaphase dans l'*Ilyodrilus* (VEJDOVSKY et MRAZEK, 03).

Cette description appelle plusieurs remarques. L'interprétation des auteurs repose au fond sur deux points : la comparaison de leurs images avec celles des autres objets, spécialement les Polyclades, et ensuite les apparences de l'anaphase I, FIG. **136**. Or, dans ces deux considérations, nous voyons plutôt des arguments en faveur du schéma hétérohoméotypique. Nous avons vu, en effet, que les figures des Polyclades et de tant d'autres objets s'expliquent par ce schéma. Celui-ci ressort d'ailleurs des figures des auteurs; les formes en *f* sont dues simplement à des insertions intermédiaires ou presque terminales, associées, dans les métaphases, à des médianes, FIG. **135**. Cela étant, certains des V anaphasiques, — cette forme est commune à tous les chromosomes, FIG. **136** (1), — s'expliquent et ne peuvent s'expliquer que par une division longitudinale des chromosomes-filles I. — Les auteurs trouvent l'origine des V anaphasiques dans un repliement subi par les chromosomes, mais ils n'apportent aucun essai de démonstration de ce phénomène, dont personne jusqu'ici n'a vu de trace et qui est d'ailleurs incompatible avec la présence de différentes insertions.

(1) On trouverait certainement, en examinant de plus près, des formes en V doubles et en V caudés.

Les figures des auteurs pour la première cinèse plaident donc en faveur du schéma hétérohoméotypique. Il en est de même pour les figures de la seconde mitose. Elles montrent à la prophase, FIG. **137**, les **V** simples et les **V** doubles que l'on trouve partout ailleurs et qui doivent provenir de la division longitudinale des chromosomes-filles I.



FIG. 137. Chromosomes II prophasiques dans l'*Ilyodrilus* (VEJDOVSKY et MRAZEK, 03).

FIG. 138. Métaphase 1 et début de l'anaphase dans *Allolobophora* FOOT, 94).

Encore une fois, les observations de VEJDOVSKY et MRAZEK non seulement ne démontrent pas le schéma postréductionnel, mais sont plutôt favorables au schéma hétérohoméotypique.

Les recherches de FOOT (94) sur l'*Allolobophora* ne fournissent qu'un renseignement au point de vue actuel. La FIG. **138** montre clairement les divers modes d'insertion. Il en est de même des figures de GATHY (00) pour la *Clepsine* et le *Tubifex*, et de la fig. 20 de WILSON (99) pour le *Nereis*.

Ces pages étaient écrites lorsque nous avons reçu le numéro de l'American Journal of Anatomy (05) contenant l'intéressant mémoire de K. FOOT et E. STROBELL sur la prophase et la métaphase I dans l'*Allolobophora fœtida*.

Les splendides photographies des auteurs montrent clairement les chromosomes I formés de deux branches diversement enlacées et divisées longitudinalement. Elles prouvent aussi fort nettement que la première cinèse sépare les deux branches de chaque chromosome I et enfin que les chromosomes-filles I manifestent encore durant l'anaphase leur division longitudinale. Pour ces points, la description des auteurs est donc une remarquable confirmation du schéma hétérohoméotypique.

CHAPITRE SEPTIÈME.

Géphyriens.

Thalassema (GRIFFIN, 99).

Le *Thalassema mellita* (GRIFFIN, 99) présente des figures absolument semblables à celles que nous avons si souvent rencontrées. L'auteur les interprète d'après le schéma postréductionnel. Nous espérons montrer, au contraire, qu'elles s'expliquent mieux dans l'hypothèse hétérohoméotypique (p. 254).

Voici la description de GRIFFIN. Les formes de chromosomes peuvent se ramener à un même type : « a doppel rod », FIG. **139**. Au fuseau, les deux branches se superposent l'une à l'autre et se séparent vers les pôles. Dans les cas que l'auteur tient pour typiques, l'insertion est médiane (p. 235). Les chromosomes-filles prennent ainsi à l'anaphase la forme de **V**, qui, ensuite, se brisent à leur angle par une division transversale. Ainsi constitués, les chromosomes-filles I passent directement au fuseau II, où ils se dissocient en leurs deux éléments. — Il faut ajouter à cette description que certains chromosomes présentent parfois, d'après l'auteur, des formes « unusual and asymetrical ».

FIG. 139. Chromosomes I définitifs dans le *Thalassema* (GRIFFIN, 99).

On voit que, en ce qui concerne les formes des chromosomes I et la séparation dicentrique de leurs deux branches à la Ire anaphase, la description de GRIFFIN correspond à notre schéma. — Le point qui sert de base à l'interprétation postréductionnelle de l'auteur réside en ce que celui-ci attribue à *tous* les chromosomes une insertion médiane. Ce point, disons-nous, est fondamental dans l'hypothèse de l'auteur. En effet, une insertion médiane uniforme est requise pour qu'on puisse et doive considérer *tous les* **V** *anaphasiques* comme représentant simplement une branche chromosomique, un chromosome-fille I recourbé, et considérer ensuite la rupture angulaire de ces **V** comme une division transversale [1]. — Or, des FIG. **140** et **141**, il

[1] Nous avons fait une remarque analogue à propos des observations de VAN DER STRICHT sur le *Thysanozoon*.

nous semble ressortir avec évidence que le *Thalassema* présente différents types d'insertion, non seulement l'insertion médiane, mais aussi l'insertion intermédiaire et l'insertion presque terminale (v. p. 235). D'ailleurs, ainsi que nous le faisions remarquer plus haut, l'auteur le reconnaît lui-

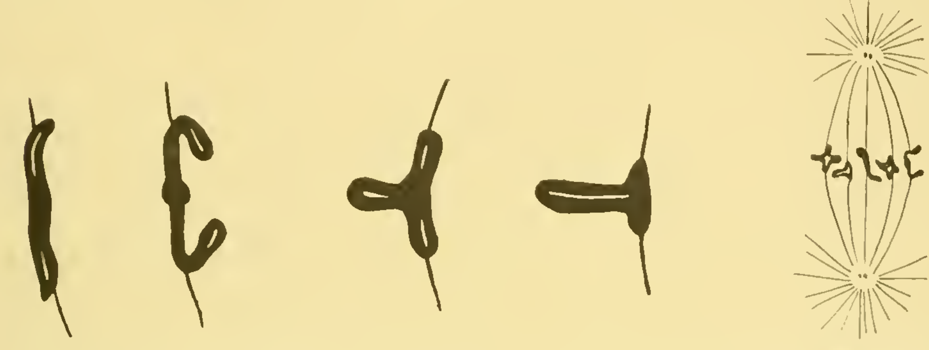


Fig. 140. Formes prétendûment « unusual » des chromosomes I métaphasiques dans le *Thalassema* (Griffin, 99).

Fig. 141. Métaphase I dans le *Thalassema* (Griffin, 99). Diverses insertions chromosomiques.

même. Seulement, ces différentes formes d'insertion, Griffin les range arbitrairement en typiques et non-typiques et, ne s'attachant qu'aux formes soi-disant typiques, — les insertions médianes, — il ne poursuit pas dans leur évolution les formes « unusual ». Il nous paraît clair, au contraire, qu'il n'y a là ni disposition typique, ni disposition atypique, mais simplement, ainsi que dans tous les objets, de la variété dans un détail non essentiel : l'endroit de fixation des chromosomes au fuseau. Ajoutons que la comparaison des figures du *Thalassema* avec les images absolument semblables d'une foule d'autres objets suffit à enlever toute hésitation. Ce rapprochement montre que les chromosomes de la fig. **140** sont absolument typiques.

Cela étant, il en résulte d'abord que l'interprétation de Griffin, supposant une insertion médiane, loin d'être démontrée, est au contraire contredite par les figures. Mais de plus, nous sommes convaincu que le *Thalassema* répond pour la première cinèse au schéma hétérohoméotypique. En effet, étant données, d'une part, diverses insertions chromosomiques et étant donné, d'autre part, que tous les chromosomes-filles anaphasiques possèdent au moins la forme de **V**, il est impossible d'admettre que c'est uniquement à une insertion médiane que les chromosomes-filles devraient cette forme en **V**. Certains de ces **V** anaphasiques doivent être dus à une division longitudinale subie par les chromosomes-filles à insertion terminale ou intermédiaire, — division qui se trouve d'ailleurs indiquée dans le premier et le second chromosome de la fig. **140**.

On voit donc que les figures de GRIFFIN, loin d'appuyer le schéma postréductionnel, fournissent, au contraire, pour la première cinèse, de clairs indices du schéma hétérohoméotypique et nous sommes convaincu qu'un examen nouveau du *Thalassema* y ferait retrouver plus nettement les variétés anaphasiques de chromosomes dont nous avons si souvent parlé : les **V** simples, les **V** doubles, les **V** caudés.

En ce qui concerne la seconde cinèse et l'intercinèse, le *Thalassema* établit d'une façon extrêmement démonstrative que les branches-filles des chromosomes II ne sont pas autre chose, ainsi que l'a bien relevé GRIFFIN, que les moitiés constitutives des chromosomes-filles I anaphasiques. Si donc, — ainsi que tout porte à le penser, — ces moitiés constitutives sont bien des moitiés longitudinales, il en résulte que le *Thalassema* se rangera définitivement et complétement au schéma hétérohoméotypique.

Phascolosoma (GEROULD, 04).

D'après GEROULD, les chromosomes ovocytaires du *Phascolosoma* ont la forme d'anneaux ou de bâtonnets allongés. Ils s'insèrent au fuseau de façon à placer leur grand axe parallèlement à l'axe du fuseau lui-même. Ils se brisent ensuite transversalement, accomplissant ainsi une division réductionnelle. Les chromosomes filles ont la forme d'**U** et leurs deux branches représentent des moitiés longitudinales. A la seconde cinèse, les **U** se brisent à leur coude et par conséquent la seconde cinèse est équationnelle.

Cette description pourrait encore une fois s'adapter au schéma hétérohoméotypique. Cependant, nous ne pouvons pas la considérer comme définitive. Il faut remarquer qu'elle renferme une grande lacune au point de vue de l'interprétation de l'auteur lui-même. GEROULD, en effet, mentionne, à la métaphase I, des bâtonnets droits à côté des anneaux. Or, il n'explique pas comment ces bâtonnets droits se comportent pour donner, à l'anaphase, des chromosomes en **U**, ni surtout comment les deux branches de ces chromosomes en **U**, même s'ils se produisaient, auraient la valeur de moitiés longitudinales.

Pour nous, il est certain que la fig. 1 de l'auteur représente des chromosomes à insertion variable, dans lesquels les deux branches constitutives primitives (¹) se séparent l'une de l'autre vers les pôles. Les anneaux métaphasiques correspondent à des chromosomes à insertion médiane, et les

(¹) L'auteur ne décrit malheureusement pas les chromosomes prophasiques : c'est une autre lacune.

bâtonnets droits métaphasiques correspondent à des chromosomes à insertion terminale ou intermédiaire. Et nous sommes convaincu que l'on peut trouver, à l'anaphase I et à la prophase II, non seulement des chromosomes en **U**, mais aussi des chromosomes en **V** doubles.

CHAPITRE HUITIÈME.

Bryozoaires.

Dublin (05) décrit, pour l'ovogénèse dans le *Pedicellina*, un processus identique à celui qu'il expose pour la spermatogénèse (v. p. 287).

Il faut appliquer ici les mêmes remarques que nous avons faites plus haut à propos des recherches de l'auteur sur la spermatogénèse. Ici encore, aucune figure ne démontre que les chromosomes placent leurs deux branches parallèlement à l'axe du fuseau. Au contraire, la comparaison entre les formes de la métaphase et celles de la prophase, le rapprochement entre les figures de *Pedicellina* et celles de tant d'autres objets, enfin l'épaisseur égale des bâtonnets droits qui remontent aux pôles et des branches des chromosomes annulaires, tout cela montre que, ici encore, ce sont les deux branches constitutives qui, dans chaque chromosome, se séparent l'une de l'autre à la première cinèse (v. p. 287).

Notons en outre que l'intercinèse n'est marquée, d'après l'auteur, par aucun repos et que, de plus, les chromosomes II se montrent, dès qu'ils apparaissent, constitués de deux branches qui se séparent ensuite à la seconde figure. Ce sont là des éléments incomplets encore, mais qui s'accordent fort bien avec le schéma hétérohoméotypique.

CHAPITRE NEUVIÈME.

Tuniciers.

Dans le *Styelopsis* (Julin, 92), le noyau ovocytaire et le noyau spermatocytaire contiennent d'abord l'un et l'autre quatre chromosomes que l'auteur désigne sous le nom de *chromosomes primaires*. Seulement, tandis que, dans la spermatogénèse, ces quatre chromosomes demeurent indivis, dans l'ovogénèse, au contraire, ils se dédoublent par une division longitudinale en huit chromosomes secondaires qui s'isolent les uns des autres.

Dans le spermatocyte, les quatre chromosomes primaires se placent à

l'équateur en deux rangs superposés; ils se dissocient ensuite en deux dyades qui, elles-mêmes, à la seconde figure, se dédoublent en leurs éléments. La spermatide ne contient donc qu'un chromosome. Dans l'ovocyte, l'auteur n'a pas observé les cinèses elles-mêmes, mais il constate que le premier polocyte possède quatre chromosomes, tandis que le second polocyte et l'ovotide en contiennent chacun deux. Il admet donc que, des 8 chromosomes secondaires, 4 sont demeurés dans l'œuf à la première cinèse et 2 à la seconde cinèse.

Les observations de Julin ne sont accompagnées d'aucune figure; d'autre part, elles sont, de l'aveu de l'auteur lui-même, fort incomplètes. Il est donc impossible de se former une opinion au sujet de la maturation dans ces animaux. Il faut pour cela attendre une étude plus détaillée et plus complète. Nous ferons remarquer une seule chose ici : c'est que la discordance signalée par l'auteur entre la spermatogénèse et l'ovogénèse est bien étrange et fort en opposition avec tout ce que nous savons d'ailleurs.

CHAPITRE DIXIÈME.

Batraciens.

Des travaux assez nombreux qui ont paru jusqu'à cette heure sur l'ovogénèse des Batraciens, aucun n'a conclu au schéma postréductionnel. Toutefois, malgré une conclusion finale assez identique, les interprétations des auteurs se contredisent totalement et cela au sujet de figures toutes semblables. Carnoy-Lebrun et ensuite Lebrun ont admis, pour les cinèses maturatives, un mécanisme tout spécial. King, la première, a retrouvé dans le *Bufo* des caractères du véritable schéma hétérohoméotypique (v. p. 254) et, tout récemment, Janssens s'est rallié, pour le triton, à ce même schéma.

Rappelons d'abord les interprétations de Carnoy-Lebrun et de Lebrun. Dans le triton, Carnoy-Lebrun (99) admettent que les chromosomes I sont d'origine nucléolaire : à la fin de la période d'accroissement, ce sont certaines masses nucléolaires qui deviennent les chromosomes de la première figure. Chacun des nucléoles-chromosomes, de forme allongée, s'attache au fuseau par une de ses extrémités, fig. 142, *a*, et ensuite se clive longitudinalement, fig. 142, *b*, dans le plan équatorial (« division longitudinale équatoriale »). Les deux moitiés ainsi formées glissent sur le fuseau de part et d'autre de l'équateur, fig. 142, *c*, et tout le chromosome tend à prendre la forme d'un bâtonnet parallèle à l'axe de figure. Pendant que se

produit la marche inverse des deux moitiés, tout le bâtonnet subit une division longitudinale nouvelle orientée dans un plan axial (« division longitudinale axiale ») et débutant par la portion du chromosome encore couchée à l'équateur, FIG. 142, *d* et *e*. Par là, le chromosome acquiert deux lobes latéraux que les auteurs appellent les ailes du bâtonnet. Ensuite le mouvement ascensionnel vers les pôles s'arrête et un mouvement inverse débute : les deux ailes, une fois formées, tendent à se développer dans le plan équa-

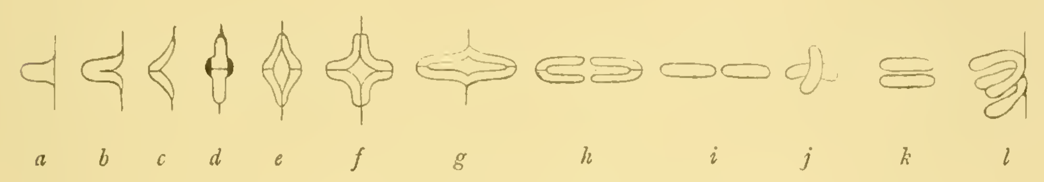


FIG. 142. Schéma de la Ire cinèse d'après CARNOY-LEBRUN (99).

torial en entraînant de nouveau vers ce plan les portions polaires des chromosomes, FIG. 142, *f*. Ce mouvement se continuant, tout le chromosome est bientôt ramené à la forme d'un **U** couché dans le plan équatorial, FIG. 142, *g*, et dont chaque branche représente une aile. Cet **U** est fendu dans sa longueur : c'est la trace de la « division longitudinale équatoriale ». Bientôt, il se brise transversalement à son coude, achevant ainsi en réalité la « division longitudinale axiale, FIG. 142, *h*. Les deux ailes devenues libres et oblitérant pour quelque temps la fente qui les traverse, FIG. 142, *i*, chevauchent l'une sur l'autre, FIG. 142, *j*, de façon à se superposer, FIG. 142, *k*, et à se séparer ensuite vers les pôles, FIG. 142, *l*. — La seconde cinèse succède à la première sans intervalle de repos. Les **V** de l'anaphase précédente, FIG. 143, *a*, se rectifient, *b*, en même temps que reparaît leur fente longitudinale, *c*. Les deux moitiés longitudinales se détachent l'une de l'autre, *d*; elles se comportent comme les deux ailes des chromosomes I et finissent par être distribuées aux deux pôles, *e-j*. D'après les auteurs, la seconde cinèse séparerait donc des moitiés longitudinales formées dès la première cinèse. Mais les deux cinèses s'accompliraient d'après un mécanisme extrêmement compliqué et tout spécial.

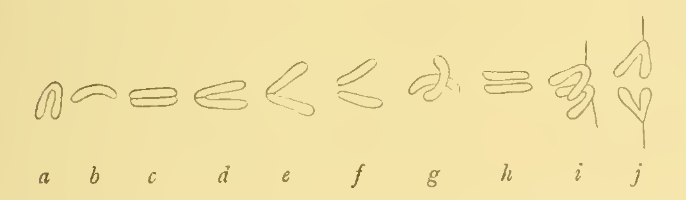


FIG. 143. Schéma de la 2e cinèse d'après CARNOY-LEBRUN (99).

Lebrun (02) simplifia considérablement, dans la suite, cette interprétation. D'après l'auteur, les corps nucléolo-chromosomiques prennent d'abord la forme d'un bâtonnet couché sur le fuseau suivant l'axe de ce dernier. Ce bâtonnet forme ensuite deux protubérances équatoriales, qui, en s'accroissant et en retirant à elles toute la substance des portions axiales, forment des ailes de plus en plus considérables, en sorte que tout le chromosome finit par prendre la forme d'un U gisant dans le plan équatorial et attaché au fuseau par son coude. Cet U se divise en deux moitiés longitudinales qui se rendent aux pôles. Les chromosomes-filles ainsi formés passent à la seconde figure. Ils s'attachent au fuseau de façon à prendre, eux aussi, comme les chromosomes de la première cinèse, la forme d'U. Ces U se dédoublent ensuite longitudinalement.

Avant de faire l'examen des interprétations de Carnoy-Lebrun et de Lebrun, il nous faut exposer les recherches de King (01 et 02) et de Janssens (04). King a étudié à deux reprises l'ovogénèse du *Bufo lentiginosus*. Le premier mémoire de l'auteur décrit un processus hétérohoméotypique (v. p. 254) : les chromosomes sont formés de deux branches entrelacées, présentant les diverses dispositions observées ailleurs et montrant, dès la prophase, les indices d'une division longitudinale. Ces deux branches se séparent à la première cinèse et se divisent longitudinalement à l'anaphase. Les moitiés de cette division reparaissent dans les chromosomes II et sont distribuées aux deux pôles de la seconde cinèse. D'après cette description, incomplétement établie, il est vrai, le *Bufo* présenterait donc une grande ressemblance avec le *Thysanozoon*, étudié par Schockaert. Seulement dans une note préliminaire publiée l'année suivante, King, sans rejeter toutefois le schéma hétérohoméotypique, modifie assez notablement sa description en ce qui concerne la prophase et la métaphase I : l'auteur se rapproche, sur ce point, de l'opinion de Lebrun. Les chromosomes, provenant chacun d'un amas de granules, auraient la forme de » masses irrégulières «. Celles-ci s'étendraient sur le fuseau en produisant sur leur corps trois protubérances : deux terminales, une médiane. La protubérance médiane se développerait ensuite aux dépens des parties polaires du chromosome et, en même temps, elle se partagerait en deux ailes. Le V ainsi formé se dédoublerait longitudinalement en deux chromosomes-filles. — On voit donc que, sauf la division anaphasique des chromosomes-filles, la description de King pour la première cinèse se rapproche de celle de Lebrun.

Enfin Janssens (04), dans une note préliminaire, décrit en quelques

mots pour le triton le schéma hétérohoméotypique. L'auteur trouve dans l'ovogénèse du triton des images comparables à celles de la spermatogénèse dans le même animal.

Telles sont les diverses interprétations. Dans cette première partie, nous ne toucherons pas la question des rapports entre nucléoles et chromosomes. Nous ne considèrerons ceux-ci qu'à partir du moment où ils sont sur le point de se placer à l'équateur.

Une première question concerne *la mise au fuseau des chromosomes I et la métaphase I.* Rappelons que, dans tous les objets bien analysés, les chromosomes I prophasiques sont constitués de deux branches et que ce sont ces dernières qui, à l'équateur, se superposent l'une à l'autre pour se séparer vers les pôles. D'après CARNOY-LEBRUN, LEBRUN, KING, au contraire, les chromosomes I ne sont pas, avant leur mise au fuseau, constitués de leurs chromosomes-filles. C'est à l'équateur seulement qu'ils subiraient une première division donnant naissance aux bâtonnets-filles.

Il nous semble que la première interprétation ressort clairement des figures de LEBRUN considérées en elles-mêmes et de leur comparaison avec celles des autres objets. La FIG. 144 montre, dans le *Diemyctilus* [1], les chromosomes de la fin de la prophase, et la FIG. 145, les chromosomes arrivant à l'équateur. LEBRUN considère les formes de la FIG. 144 comme représentant non pas les deux branches chromosomiques qui constituent

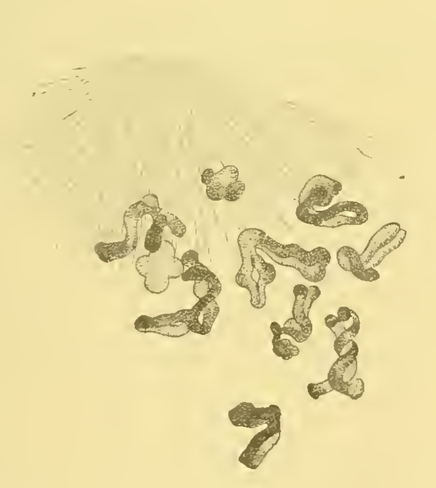


FIG. 144. Fin de la prophase I dans le *Diemyctilus torosus* (LEBRUN, 02).



FIG. 145. Insertion des chromosomes I au fuseau dans le *Diemyctilus torosus* (LEBRUN, 02).

[1] Il sera facile d'appliquer aux différentes figures publiées par CARNOY et LEBRUN les remarques que nous allons faire sur le *Diemyctilus*.

régulièrement les chromosomes hétérotypiques, mais comme représentant simplement diverses dispositions éphémères des nucléoles en voie d'évolution.

Ces images, on le voit, ressemblent extrêmement aux figures habituelles de chromosomes définitifs et métaphasiques, figures qui sont *caractéristiques des cinèses de maturation*. Une telle ressemblance nous parait fort éloquente et ne nous semble pas pouvoir s'allier avec l'admission d'une interprétation radicalement différente dans les divers cas. Nous pensons donc que les chromosomes de la FIG. **144** montrent déjà les deux branches-filles qui vont se séparer à la première cinèse et que la FIG. **145** représente ces mêmes branches, déjà insérées au fuseau et rattachées chacune à un pôle différent.

Cela ressort encore de la comparaison entre la FIG. **144** et la FIG. **145**. Dans cette dernière, on reconnaît nettement, superposées l'une à l'autre et rattachées chacune à un pôle différent, les deux branches que l'on distingue dans les chromosomes de la FIG. **144**.

De plus, le *Bufo*, ainsi que nous allons le voir, montre, on ne peut plus clairement, les deux branches entrelacées des chromosomes prophasiques, FIG. **146**.

Ajoutons enfin que l'étude de toute l'évolution de l'ovocyte, depuis la dernière cinèse ovogoniale, — telle qu'elle a été résumée par JANSSENS (04), — confirmera dans notre seconde partie l'interprétation que nous venons de donner.

Quant aux observations de KING, il faut remarquer que l'auteur a observé en 1901 les formes classiques de la prophase, FIG. **146**, et il est certain que les chromosomes à trois renflements dont elle parle en 1902 représentent non pas des chromosomes en formation, mais, de même que dans un si grand nombre d'objets, les deux chromosomes-filles en marche vers les pôles et encore attachés l'un à l'autre par leur extrémité équatoriale.

Nous trouvons donc dans les observations de CARNOY, LEBRUN et KING des confirmations de l'interprétation démontrée, en ce qui concerne la métaphase I, pour tant d'objets et qui a été admise par JANSSENS pour le triton.

En ce qui concerne, en second lieu, la suite des cinèses de maturation, les diverses descriptions se complètent heureusement. D'abord, KING, FIG. **147**, et JANSSENS ont observé la division longitudinale anaphasique. Pour juger de la valeur des figures de KING, il importe de faire ressortir la

ressemblance que présentent les bâtonnets anaphasiques de *Bufo* avec ceux de *Thysanozoon* (SCHOCKAERT). D'autre part, JANSSENS retrouve, dans l'ovogénèse du triton, les V doubles caractéristiques de tant de cinèses maturatives et dont la signification est hors de conteste (v. p. 236-7).

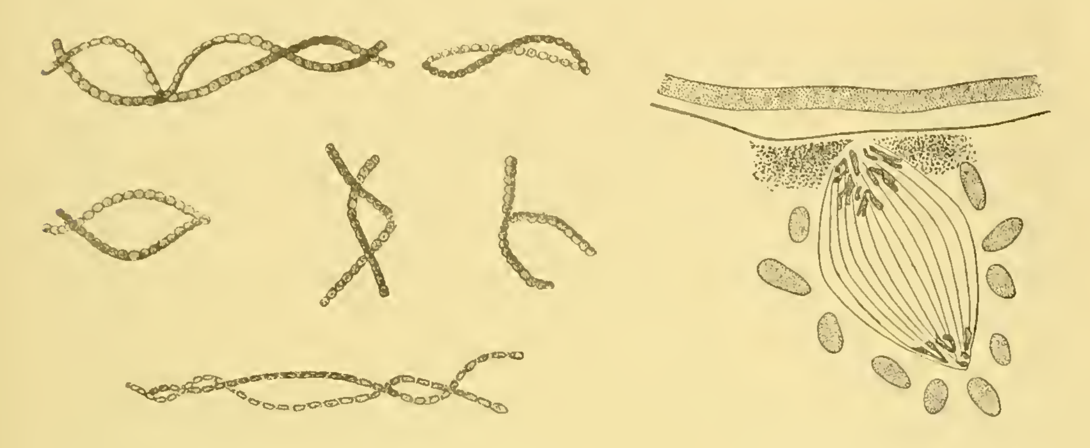


FIG. 146. Chromosomes I dans le *Bufo lentiginosus* (KING, 01).

FIG. 147. Anaphase I dans le *Bufo lentiginosus* (KING, 01). Division longitudinale anaphasique.

Rappelons enfin que CARNOY et LEBRUN ont constaté l'absence de repos durant l'intercinèse; que, de plus, KING et JANSSENS ont suivi jusqu'au second fuseau les moitiés longitudinales anaphasiques et que, enfin, ces auteurs ont observé la séparation dicentrique de ces moitiés longitudinales à l'anaphase II.

Nous conclurons donc que l'ovogénèse des Batraciens se fait, elle aussi, d'après le schéma hétérohoméotypique (p. 254).

Le travail de JENKINSON (04) sur l'*Axolotl*, — dont nous n'avons eu connaissance qu'après la rédaction de notre mémoire, — n'étudie pas complétement la question actuelle. Il contient cependant quelques données intéressantes, confirmant ce que nous venons de dire.

L'auteur observe d'abord une figure métaphasique I, absolument semblable à celle de tant d'autres objets. De plus, à la II^de^ cinèse, il montre, *dès le début*, des chromosomes *complétement* divisés en deux branches longitudinales. Puisque, d'après l'auteur, il n'y a pas de repos intercinétique, il est clair que ces branches des chromosomes II ont pris naissance par une division longitudinale des chromosomes-filles I anaphasiques.

QUATRIÈME SECTION.

SYNTHÈSE GÉNÉRALE.

Nous allons maintenant, dans une vue d'ensemble, dégager les traits du schéma qui nous semble appelé à devenir définitif pour la *seconde période des cinèses de maturation* [1] dans les deux règnes. Après avoir classé les différentes descriptions d'après leur portée au sujet de la réduction, nous reverrons chaque stade des cinèses, et cela d'une façon comparée, à la fois dans les deux règnes et dans tous les objets [2].

Cette « Synthèse Générale » n'est évidemment qu'un *résumé* des trois sections précédentes. La démonstration des différents points qui la composent doit être cherchée dans l'exposé que nous venons de terminer.

§ 1. Formes définitives des chromosomes.

Le point de départ de la période que nous étudions ici est commun pour tous les objets : partout, la constitution des chromosomes définitifs I est essentiellement la même : ils sont formés de deux branches continues, soit parallèles, soit plus ou moins divergentes, soit disposées en anneaux, soit diversement croisées et entrelacées, et qui parfois peuvent être divisées longitudinalement.

Cette conception s'applique d'abord, de l'avis des auteurs eux-mêmes, au plus grand nombre des objets. De plus, nous avons montré que, lorsque toutefois les documents publiés suffisent pour se former une opinion, cette conception s'applique aussi à tous les objets où on a décrit des formes divergentes. A ce sujet, il faut considérer surtout les prétendues *tétrades*.

Il faut bien se garder de mettre sur un même pied toutes les tétrades qu'on a décrites. On doit, au contraire, les grouper en deux catégories : dans certains objets, il serait nécessaire, d'après les figures et le texte des auteurs,

(1) De la métaphase I à la télophase II.

(2) Nous ne tiendrons plus compte ici de certaines descriptions trop incomplètes ni de certains objets trop difficiles à élucider, d'après les observations existantes. Nous renvoyons le lecteur, pour ces cas, aux sections précédentes.

d'admettre que les groupes quaternes sont composés, comme tous les chromosomes maturatifs I, de *deux branches*, mais que celles-ci seraient dédoublées *transversalement*. Dans une seconde catégorie d'objets, au contraire, une telle division transversale n'est impliquée ni dans le texte ni dans les figures des auteurs.

Considérons d'abord les tétrades classiques de l'*Ascaris*. Elles appartiennent à la seconde catégorie. Elles sont, en effet, constituées de quatre bâtonnets allongés, juxtaposés latéralement, et par conséquent rien n'y indique une division transversale de deux branches chromosomiques (p. 328).

Il n'en est pas de même des tétrades du type admis par RUECKERT et HAECKER. Elles ne pourraient s'expliquer, en effet, que par une division transversale des deux branches chromosomiques [1]. Seulement, il faut reconnaître que toutes ces tétrades ne sont qu'apparentes. Rappelons d'abord qu'on a parfois décrit sous ce nom des chromosomes qui n'ont même pas l'aspect de groupes quaternes : *Astacus* et *Helix* (PROWAZEK), *Pteris* (CALKINS). En outre, dans presque tous les cas, une étude nouvelle des objets a montré, non seulement que nombre de tétrades ont été dessinées d'une façon extrêmement schématique : *Equisetum*, p. 230, *Helix*, p. 293, *Gryllotalpa*, p. 269, mais que, de plus, les prétendues tétrades sont constituées comme tous les autres chromosomes. En effet, les *branches sont toujours continues* et de plus, dans un même noyau, on trouve de soi-disant « groupes quaternes » associés soit à des chromosomes en V ou en Y, soit à de très longs chromosomes, formes qui ne présentent même pas l'apparence de tétrades [2].

Plusieurs circonstances peuvent d'ailleurs rendre compte des aspects tétradiques pris par certains chromosomes. Dans beaucoup de cas, l'origine s'en trouve dans la petitesse même des branches chromosomiques et dans leur tendance à s'arrondir et à se renfler un peu en leurs extrémités. Les chromosomes prennent ainsi facilement, surtout lorsqu'ils sont un peu courbés, l'aspect d'un groupe de quatre sphérules juxtaposées (v. p. 230-1). Dans les copépodes, les *apparences* de fentes transversales sont dues, en

(1) Nous ne parlons pas ici des tétrades en croix décrites par plusieurs auteurs dans les insectes. Nous devons réserver leur discussion pour notre seconde partie.

(2) Comparer ce que disent des fausses tétrades BOLLES LEE (97), BRYCE (01), NEKRASSOFF (03), SCHREINER (04). On voit que nous ne pouvons pas nous ranger à l'avis de MEVES (02) qui, tout en se refusant à admettre l'existence d'une cinèse réductionnelle, considère cependant comme établie la formation de tétrades et cela d'après le type décrit par RÜCKERT et HÆCKER. Selon nous il n'existe aucune tétrade qui soit constituée de deux branches parallèles divisées transversalement.

partie du moins, au début de l'écartement métaphasique des deux branches chromosomiques (v. p. 317).

Outre les exemples de tétrades dont un examen nouveau a montré la vraie signification, il en est quelques autres qui n'ont pas été contrôlés; mais si on tient compte de la comparaison de ces objets avec les objets voisins, il apparaît certain que là aussi il n'y a que de fausses tétrades.

Nous conclurons que, dans tous les objets, *les chromosomes I, au moment de se ranger à l'équateur, sont composés de deux branches continues, parallèles, divergentes, croisées ou entrelacées.*

L'étude des deux cinèses de maturation, à partir de la métaphase I, a précisément pour but de rechercher comment se comportent ces deux branches.

§ 2. Opinions des auteurs au sujet de la II^de période [1] des cinèses de maturation.

La plupart des observateurs sont partagés entre *deux* grandes *interprétations*, mais avec des variantes diverses. Outre cela, il faudra mentionner quelques façons de voir particulières.

I. Un grand nombre d'auteurs ont adopté le *schéma hétérohoméotypique* (v. p. 254). A la métaphase I, les branches de chaque chromosome se superposent l'une à l'autre. Elles se séparent ensuite l'une de l'autre vers les pôles et subissent, dès la métaphase ou durant l'anaphase, une division longitudinale (« *division longitudinale anaphasique* »). Après une *intercinèse* plus ou moins longue, marquée par des transformations plus ou moins accentuées des chromosomes-filles I, ceux-ci reparaissent et, au second fuseau, ils se dissocient en leurs moitiés longitudinales (voir le schéma, p. 252 et 253). Ce type, on le voit et il importe de le noter, laisse ouverte la question de l'existence *d'une cinèse réductrice*. Ce qu'il implique, c'est que la seconde cinèse n'est pas réductionnelle, mais il ne tranche pas le point de savoir si la première cinèse est équationnelle ou réductionnelle. La solution de cette question dépend, en effet, de la valeur à attribuer, d'après leur origine, aux *deux branches* constitutives de chaque chromosome I; elle dépend par conséquent de l'étude de la première période. Contradictoire avec le schéma

(1) De la métaphase I à la télophase II.

postréductionnel, le schéma hétérohoméotypique s'associe par lui-même aussi bien avec l'hypothèse *préréductionnelle* qu'avec l'interprétation *eumitotique*.

Les auteurs de cette première catégorie sont les suivants : pour la *sporogénèse végétale* : STRASBURGER (95), GUIGNARD (98), GRÉGOIRE (99), WIEGAND (99), STRASBURGER (00), JUEL (00), KOERNICKE (01), SCHNIEWIND-THIES (01), ERNST (02), FARMER-MOORE (03 et 04), GREGORY (03 et 04), COKER (03), STRASBURGER (04), GRÉGOIRE (04), ROSENBERG (04), ALLEN (04), OVERTON (04); pour la *spermatogénèse animale* : MEVES (96), MAC GREGOR (99), VON EBNER (99), KINGSBURY (99), EISEN (00), JANSSENS (01), DE SINÉTY (01), MONTGOMERY (00 et 01), KINGSBURY (02), NICHOLS (02), LERAT (02), MEVES (02), FARMER-MOORE (03 et 04), MONTGOMERY (03), JANSSENS et DUMEZ (03), SCHREINER (04); pour *l'ovogénèse animale* : BOVERI (90), BRYCE (01), KING (01), SCHOCKAERT (02), LERAT (02), NEKRASSOFF (03), JANSSENS et ELRINGTON (04) et JANSSENS (04) (1).

Certains auteurs, sans adopter ce schéma dans toutes ses parties, ont produit des descriptions qui s'en rapprochent *au point de vue de la signification équationnelle de la seconde cinèse*. Ce sont : PAULMIER (99) et HOLMGREN (01), d'après qui la première cinèse réaliserait, dans de vraies tétrades, la division transversale, la seconde cinèse séparant, au contraire, les moitiés longitudinales; CARNOY et LEBRUN (99), décrivant deux divisions longitudinales simultanées dès la première cinèse, mais d'après un mécanisme tout particulier; LEBRUN (02), d'après qui la première cinèse aussi bien que la seconde comporteraient une division longitudinale, à la métaphase; SARGANT (96 et 97), SCHAFFNER (01), DIXON (95 et 01) MEVES (02), TSCHASSOWNIKOW (05), décrivant une division longitudinale à la seconde cinèse; KORSCHELT (95) et MATTIESEN (04) admettant, à la première cinèse, la séparation de chromosomes complets, longitudinalement divisés et dont les deux moitiés seraient les chromosomes-filles de la seconde; enfin DUBLIN (05) et GEROULD (04), d'après qui les deux branches chromosomiques, — représentant des moitiés longitudinales, — se partageraient en deux segments transversaux au premier fuseau et se sépareraient ensuite l'une de l'autre à la seconde cinèse.

II. Une autre catégorie d'auteurs, assez nombreux, se range au *schéma postréductionnel*. Tous admettent que les chromosomes-filles II sont

(1) Il faut ajouter FOOT et STROBELL (05), pour ce qui concerne la première cinèse.

produits par une division transversale des chromosomes-filles I [1]. Mais les avis sont partagés au sujet du mécanisme des cinèses. Les uns admettent une *insertion superposée* (p. 232) des branches chromosomiques I. Ce sont celles-ci qui se séparent à la première figure et qui subissent, dès l'anaphase ou seulement plus tard, une division transversale. Les partisans de cette opinion sont les suivants : pour la *sporogénèse végétale :* Calkins (97), Atkinson (99) et Ishikawa (97 et 01); pour la *spermatogénèse animale :* vom Rath (92), Calkins (95), Bolles Lee (97), Wilcox (95 et 96), Ancel (03), Bouin et Collin (01); pour l'*ovogénèse animale :* Rueckert (93 et 94), Haecker (95), vom Rath (95), von Klinckovstroem (97), Francotte (97 et 98), Van der Stricht (97), Griffin (99), Linville (00), Vejdowski et Mrazek (03).

D'autres auteurs, partisans du schéma postréductionnel, admettent que les deux branches chromosomiques, représentant chacune un chromosome somatique, se juxtaposent au fuseau (v. p. 232), — c'est-à-dire se placent toutes deux dans le plan équatorial, — et que la première figure séparerait des moitiés longitudinales de ces branches. La seconde cinèse, ensuite, distribuerait aux deux pôles ces branches elles-mêmes. Ces auteurs sont : pour *les végétaux :* Belajeff (94 et 98); pour la *spermatogénèse animale :* Mac Clung (00 et 02), Sutton (03).

III. Les opinions qui, dans leur signification finale, divergent des deux schémas que nous venons de rappeler pourraient s'y rattacher sous le nom de *variétés synmixiques* [2]. Elles admettent, en effet, pour la seconde cinèse, des échanges entre les chromosomes-filles I. — Mottier (03) se range pour la première cinèse au schéma hétérohoméotypique, mais il pense que les chromosomes II pourraient être formés de moitiés longitudinales ayant appartenu à deux chromosomes-filles I différents (v. p. 245). — Haecker (95, 02 et 04) admet, au contraire, pour la première cinèse, le schéma postréductionnel, mais il décrit, durant l'intercinèse et à la prophase II, une association, deux à deux, des chromosomes-filles I, suivie de leur segmentation transversale et de la reformation de chromosomes-filles II à l'aide de tronçons transversaux ayant appartenu à différents chromosomes-filles I (v. p. 321). — Gross (04) se rattache au fond à l'interprétation de Haecker.

---

(1) Parmi ces auteurs, plusieurs admettent deux cinèses réductionnelles.

(2) Le nom synmyxie est dû à Hæcker (02).

Tels sont les *principaux* schémas. L'aboutissement des longues discussions précédentes, que nous allons résumer ici, a été de démontrer que le *schéma hétérohoméotypique*, dans *sa première modalité*, est seul établi; que, d'autre part, aucune autre interprétation n'est prouvée, et enfin que les descriptions divergeant du schéma hétérohoméotypique contiennent des indices nettement favorables à cette interprétation. C'est ainsi à une unité parfaite que nous pensons pouvoir ramener tous les cas dont l'étude a été suffisamment détaillée.

§ 3. Insertion des chromosomes I au fuseau.

L'étude de l'insertion des chromosomes I au fuseau est de première importance. Elle constitue le point de départ indispensable de toute interprétation.

On a décrit très différemment la manière dont les chromosomes se placent au fuseau pour constituer la figure métaphasique. *Pour la grande majorité des cas*, — dans le schéma hétérohoméotypique aussi bien que dans le schéma postréductionnel, — on a admis que les deux branches de chaque chromosome sont, à l'équateur, superposées l'une à l'autre et orientées vers deux pôles différents : « *insertion superposée* » (v. le schéma, p. 232). — Dans un petit nombre d'objets (Belajeff, Dixon, Andrews, Mac Clung, Sutton), on a décrit une « *insertion juxtaposée* » : les branches chromosomiques se placeraient côte à côte, à un même niveau, dans le plan équatorial (v. le schéma p. 232). — Ailleurs, on a admis (Paulmier, Gross, Holmgren, Dublin, Gerould) que les chromosomes couchent leur grand axe sur le fuseau parallèlement à l'axe de ce dernier. — D'après Korschelt, Henking, Mattiesen, la première cinèse séparerait des chromosomes complets constitués, dans l'*Ophryotrocha* et les Planaires, de leurs deux branches. — Dans les batraciens, Carnoy-Lebrun, Lebrun, King décrivent, au début de la métaphase, des chromosomes compacts et homogènes non constitués de deux branches; d'autre part, Bolles Lee, Ancel et Tschassownikow admettent, dans l'*Helix*, que les deux branches primitives se ressoudent avant la métaphase en un corps chromosomique nouveau, où elles perdent probablement leur indépendance. — Enfin, dans le *Cyclops brevicornis*, Haecker (02) admet que la cinèse I sépare les branches chromosomiques, seulement l'auteur n'aurait pas observé de véritable métaphase.

Telles sont les différentes descriptions. Voyons ce qu'il faut en penser.

I. Une chose d'abord est *tout à fait* certaine, c'est que, dans un très grand nombre de cas, l'insertion est nettement superposée. Cela résulte à toute évidence de la comparaison entre les formes des chromosomes, au moment précis où ils s'insèrent au fuseau, et les formes qu'ils possèdent immédiatement auparavant. On peut dire, et cela est fort significatif, que l'insertion superposée a été constatée pour tous les cas où, dans les chromosomes I, les branches constitutives demeurent tout le temps bien distinctes et où on peut ainsi suivre facilement et sûrement leur évolution complète.

II. L'insertion juxtaposée, au contraire, n'est démontrée pour aucun cas, et de plus, même là où on l'a décrite, elle doit faire place à une insertion superposée. En effet, le *Lilium* et l'*Iris* ont été réétudiés depuis les travaux de Dixon et de Belajeff et ils ont montré nettement cette dernière insertion. — Andrews ne fait qu'affirmer son interprétation. — Mac Clung n'apporte aucune figure démonstrative en faveur de l'insertion juxtaposée dans les orthoptères. L'auteur ne produit pas la *sériation* des stades qui serait requise. D'autre part, la ressemblance de ces objets à chromosomes coalescents avec les objets voisins à chromosomes clairs et où de Sinéty démontre une insertion superposée, cette ressemblance réclame nécessairement une interprétation identique pour les deux cas. — Enfin, Sutton se contente d'énoncer son interprétation pour le *Brachystola* sans l'appuyer d'aucun document.

III. En ce qui concerne l'interprétation de Paulmier, etc., nous avons vu qu'elle ne ressort en aucune façon des figures publiées, et nous avons montré que les objets étudiés par ces auteurs attendent de nouvelles recherches.

IV. Nous avons démontré la même chose au sujet des objets étudiés par Korschelt, Mattiesen, et Henking. L'interprétation de ce dernier auteur est même certainement fausse.

V. Dans les batraciens, nous avons vu que les figures de Lebrun et de King montrent nettement, d'abord, des chromosomes composés comme ailleurs de deux branches constitutives et, ensuite, à la métaphase, la superposition de ces deux branches. Janssens annonce d'ailleurs qu'il a retrouvé, dans l'ovogénèse du triton, les figures si claires de la spermatogénèse dans le même animal.

Quant à l'*Helix*, les figures de Bolles Lee, d'Ancel et de Tschassownikow qui, par elles-mêmes, ne plaideraient pour aucune interprétation, deviennent très claires lorsqu'on les rapproche de toutes les images correspondantes auxquelles elles ressemblent parfaitement, et elles doivent aussi s'expliquer par une insertion superposée des deux branches primitives.

VI. Enfin, dans le *Cyclops brevicornis*, nous avons montré que certaines figures, considérées par Haecker comme prophasiques, doivent être regardées comme métaphasiques et comme montrant la séparation dicentrique des deux branches chromosomiques.

Nous croyons pouvoir conclure de toute notre étude que, dans tous les cas *clairs* et *complètement étudiés*, les branches des chromosomes I se superposent l'une à l'autre à l'équateur et qu'il faut étendre cette interprétation aux objets moins clairs ou moins complètement analysés.

§ 4. Anaphase I. — Division longitudinale des chromosomes-filles I.

Au sujet de la fin de la métaphase et de toute l'anaphase, il faut tenir compte surtout de deux grandes interprétations : celle qui admet une division « longitudinale anaphasique » des chromosomes-filles I et celle qui admet, au contraire, une division transversale de ces derniers. Après avoir parlé de ces deux façons de voir, nous dirons quelques mots de certaines descriptions divergentes.

Avant tout, il faut remarquer que l'élucidation des phénomènes de l'anaphase I dépend de deux points qui ont été souvent négligés et dont l'omission a entraîné de graves erreurs d'interprétation. Ces deux points sont, d'abord, la variété des formes métaphasiques due à la diversité des points d'attache des chromosomes au fuseau : — les chromosomes peuvent présenter une insertion soit terminale ou a peu près, soit médiane ou à peu près, soit intermédiaire ou à peu près (voir p. 235); — et, ensuite, la variété des formes anaphasiques : dans la plupart des cas, en effet, il n'y a pas seulement, — ainsi qu'on l'a souvent décrit, — des chromosomes en forme de V simples, mais aussi des chromosomes en V caudés ou en V doubles (v. p. 236-7). Nous avons relevé souvent l'importance de ces deux faits.

I. En premier lieu, il est certain que, dans de très nombreux cas, — tous ceux où on l'a décrite (v. p. 236, 256 et 297) — il se produit, à la fin de la métaphase ou à l'anaphase, *une division longitudinale* des chromo-

somes-filles I (» divison longitudinale anaphasique «). Cela résulte à toute évidence de la comparaison des formes chromosomiques de la fin de la métaphase ou de l'anaphase avec les formes du début de la métaphase. La présence concomitante, durant l'ascension polaire, de V simples, de V caudés, de V doubles ou au moins de deux de ces formes, ne trouve son explication que dans une division longitudinale subie par des chromosomes-filles à insertions diverses.

Si, parmi les cas décrits, il en existe quelques-uns qui ne sont pas complétement démonstratifs, la parfaite ressemblance qu'ils montrent avec les objets plus clairs et plus complétement étudiés ne laisse place à aucun doute sur leur interprétation.

Nous insistons tout spécialement sur cette ressemblance parfaite qui existe entre toutes les tétradogénèses tant animales que végétales, qu'il s'agisse de sporocytes, d'ovocytes ou de spermatocytes. Cette ressemblance est vraiment très frappante et, ainsi rapprochés, les objets s'éclairent et se complètent l'un l'autre.

Il faut d'ailleurs relever dès maintenant un fait d'une *haute signification* : c'est que, toutes les fois qu'on a repris de plus près l'étude d'objets où l'on avait d'abord nié une division longitudinale anaphasique, les nouvelles recherches ont abouti à établir cette division *(Lilium, Trillium, Pteris, Allium, Iris, Thysanozoon, Cyclops strenuus*, Orthoptères, Mollusques, Batraciens, Poissons).

Ajoutons enfin que, dans plusieurs objets, les chromosomes-filles I montrent, dès la prophase, l'ébauche d'une division longitudinale.

II. D'autre part, il faut reconnaître que l'on n'a, dans aucun cas, démontré l'existence, à l'anaphase, de *chromosomes-filles I divisés transversalement*. Il y a plus : même dans les cas où l'on a décrit une apparence de ce genre, c'est plutôt une division longitudinale qu'il faut admettre, du moins, dans les objets où les observations actuellement existantes permettent de se former une opinion.

C'est d'abord dans certains objets dont les chromosomes seraient en *tétrades* qu'on a décrit cette division transversale anaphasique des chromosomes-filles I (Vom Rath, Rückert, Hæcker (95), Calkins, Atkinson); dans plusieurs cas même, l'admission de cette hypothèse ne reposait que sur la constatation de prétendues tétrades. Or, d'une part, nous avons vu que, *dans les objets dont nous parlons ici*, les tétrades ne sont qu'apparentes : en réalité, les deux branches chromosomiques sont parfaitement continues.

D'un autre côté, les observations ultérieures sur ces différents objets ou sur des objets voisins ont fait reconnaître non seulement que les premières descriptions avaient été trop schématiques, mais que, de plus, la métaphase et l'anaphase y présentent les mêmes formes que dans les objets de la première catégorie, formes dues à des insertions variables et à une *division longitudinale anaphasique*. Nous croyons même avoir montré que les images du *Cyclops brevicornis* doivent probablement s'interpréter dans ce sens.

On a de plus décrit une division transversale anaphasique dans des objets dépourvus de tétrades même apparentes et possédant des chromosomes allongés. On se fondait, dans ce cas, sur différentes raisons. Parfois, on partait de l'existence d'une *insertion juxtaposée* (v. p. 232) [Belajeff, Andrews, Strasburger (97) et Mottier (97)]; mais nous avons vu que l'insertion est toujours superposée (v. p. 232) et cela est très clair notamment dans les objets étudiés par les auteurs que nous venons de citer. — Dans d'autres cas, l'hypothèse d'une division transversale anaphasique repose, d'une part, sur l'*insertion médiane* de *tous* les chromosomes et, d'autre part, sur la présence exclusive de V *simples*, brisés en leur angle, à l'anaphase (Atkinson, Ishikawa, Griffin, Van der Stricht). Or, ceux de ces objets qui ont été réétudiés ont montré les insertions variables et les formes anaphasiques diverses en V simples, en V caudés, en V doubles; même, nous l'avons vu, les figures des auteurs dont nous parlons en ce moment montrent ces différents caractères. — Dans un autre cas encore, Wejdowsky et Mrazek (03) expliquent la division transversale anaphasique par un repliement des chromosomes-filles I suivi de leur rupture à l'angle de repliement. Nous avons vu que ces auteurs ne démontrent pas ce repliement et que leurs figures s'expliquent très naturellement dans le schéma hétérohoméotypique. — Enfin, comme fondement de l'hypothèse que nous discutons maintenant, Linville (00) mentionne un étranglement observé dans les chromosomes-filles I. Cet étranglement, qui serait perpendiculaire, d'après l'auteur, à l'axe du fuseau, est certainement dépourvu de toute signification.

On voit donc qu'aucun cas de division transversale anaphasique n'a été établi et que, même dans les objets où ce phénomène a été décrit, c'est plutôt une division longitudinale anaphasique qu'il faut admettre.

III. Il nous reste à dire un mot au sujet des descriptions de l'anaphase qui ne rentrent pas, du moins complétement, dans l'un des schémas généraux que nous venons de discuter.

De ce nombre sont d'abord les interprétations qui se rapprochent de

l'hétérohoméotypie en ce qu'elles admettent des chromosomes-filles I dédoublés longitudinalement à l'anaphase, mais qui s'en séparent en décrivant une constitution ou une insertion toute spéciale des chromosomes I (PAULMIER, HOLMGREN, DUBLIN, GEROULD). Nous avons montré que ces travaux ne peuvent passer pour définitifs. Les figures de HOLMGREN, entre autres, contiennent des indices évidents que le *Sylpha* se rattache aux formes habituelles.

Un bon nombre d'auteurs n'ont rien décrit de spécial durant l'anaphase I : les uns admettent d'ailleurs une division longitudinale à la seconde cinèse et se rattachent ainsi au schéma hétérohoméotypique (SARGANT, DIXON, MEVES (02) LEBRUN (02), MOORE (96); d'autres, au contraire, y admettent une division transversale et se rattachent par conséquent au schéma postréductionnel (BOLLES LEE, ANCEL, BOUIN-COLLIN, MAC CLUNG, SUTTON); d'autres enfin ne se rallient à aucune interprétation (CONKLIN, LILLIE).

Il faut remarquer en premier lieu, comme nous le verrons bientôt, que la division transversale admise par quelques-uns de ces auteurs à la seconde cinèse n'est pas démontrée ou même est contredite par les figures (BOLLES LEE, ANCEL, BOUIN-COLLIN); ensuite, que plusieurs de ces observations ont été complétées par des recherches faites dans les mêmes objets ou dans des objets tout voisins, et que cette nouvelle étude a fait découvrir la division longitudinale anaphasique (c'est le cas pour les observations de SARGANT, DIXON, MAC CLUNG, LEBRUN, MOORE); de plus, que certains objets n'ont été qu'incomplètement étudiés ou sont trop défavorables à ce genre de recherches (CONKLIN, LILLIE, BOUIN-COLLIN); enfin, que la ressemblance parfaite des figures dessinées avec celle d'autres objets plus clairs [MEVES (02)] ou même certains indices des figures des auteurs (BOLLES LEE, TSCHASSOWNIKOW) rendent infiniment probable que l'on découvrira, dans les objets où on ne l'a pas encore vue, une division longitudinale anaphasique.

En ce qui concerne les descriptions toutes spéciales de CARNOY et LEBRUN, LEBRUN, KORSCHELT, HENKING, RAWITZ, LABBÉ, MATTIESEN, nous avons vu que, toutes, elles réclament des compléments et des corrections et que celles qui ont été reprises ont abouti à confirmer notre schéma.

Nous pouvons conclure et résumer en disant que, dans un très grand nombre d'objets, il est certain que les chromosomes-filles I subissent une *division longitudinale anaphasique;* que, d'autre part, on n'a établi aucun cas opposé à ce type et que même les indices fournis par les observations

existantes plaident en faveur de l'extension de ce schéma à tous les objets dont l'étude n'a pas été par trop imparfaite ou par trop difficile.

Nous tenons d'ailleurs à rappeler encore ici le fait *extrêmement significatif* que nous avons déjà relevé plus haut, nous voulons dire la modification dans un sens hétérohoméotypique, de toutes les descriptions postréductionnelles dont les objets ont été étudiés à nouveau. C'est cette convergence des observations détaillées et approfondies vers le schéma que nous défendons ici qui autorise notre espoir d'arriver sur ce terrain et sur cette base à l'unité tant désirée.

§ 5. La seconde cinèse.

Tels étant les phénomènes de la première cinèse, la question qui se présente est celle de savoir si les moitiés longitudinales anaphasiques I sont destinées à se séparer l'une de l'autre à la seconde figure, si elles constituent en un mot les *chromosomes-filles de la seconde cinèse*. C'est bien cette interprétation, nous l'avons démontré, qui est la vraie. Nous rappellerons d'abord ce qui concerne la *seconde cinèse*, puis les phénomènes de l'*intercinèse*.

La plupart des auteurs sont d'accord au sujet des deux points suivants qui sont le résumé de toute la seconde cinèse : les chromosomes II sont, dès le début de la prophase II, constitués de deux branches; ce sont ces branches qui représentent les chromosomes-filles de la seconde cinèse et vont, dans chaque chromosome, se séparer l'une de l'autre à l'équateur du fuseau. Ces deux points, qui sont peut-être ceux au sujet desquels l'accord est le plus parfait entre les auteurs, ressortent à toute évidence d'un très grand nombre de documents.

Plusieurs observateurs se sont cependant opposés à cette interprétation. Sargant, Schaffner et Dixon (ce dernier avec beaucoup de réserve) ont décrit une division *longitudinale* des chromosomes à la *métaphase* II. Mais ces auteurs ne démontrent pas leur interprétation et les études reprises sur des objets identiques ou voisins ont corrigé et complété ces descriptions sûrement erronées. — D'autres auteurs (Ernst, Meves (96), Mac Gregor, Schreiner) auraient vu les chromosomes II d'abord indivis subir à la *prophase* une division longitudinale qui serait la réapparition de la division anaphasique. Cette description n'est pas radicalement incompatible, nous le verrons bientôt, avec l'ensemble des observations. Néanmoins, en présence des données acquises sur des objets voisins et en tenant compte des figures

des auteurs, nous ne croyons pas pouvoir accepter sans contrôle ces interprétations. Les figures de Ernst surtout ont été mal expliquées; elles montrent, dès le début de la prophase, des chromosomes-filles nettement distincts et ce sont des aspects d'alvéolisation chromosomique que l'auteur a pris pour des indices de division longitudinale. — Bolles Lee, Ancel, Bouin-Collin décrivent une division transversale à la métaphase II. Nous avons montré que, d'après les figures des auteurs, les chromosomes II sont, dès la prophase, constitués de leurs branches-filles [1]. — Reste enfin l'interprétation synmixique de Haecker. Nous avons vu que, même si elle était vraie pour le *Cyclops brevicornis*, elle ne pourrait en tout cas s'appliquer à aucun des objets auxquels Haecker a pensé pouvoir l'étendre. De plus, l'interprétation que nous avons donnée pour la première cinèse dans le *Cyclops brevicornis* (division longitudinale anaphasique) semble exclure, même pour cet animal, l'interprétation de Haecker.

§ 6. Intercinèse.

C'est surtout dans l'étude de ce stade que le rapprochement comparatif des observations apporte une vive lumière. Il montre, à toute évidence, que les moitiés longitudinales anaphasiques I vont devenir les chromosomes-filles II.

Pour que cela se vérifie, il faut en premier lieu que les chromosomes-filles I gardent, durant l'intercinèse, leur autonomie intégrale, c'est-à-dire il faut que les chromosomes-filles I deviennent, après l'intercinèse, les chromosomes II; il faut en second lieu que les deux branches constitutives des chromosomes II prophasiques soient bien les moitiés longitudinales des chromosomes-filles I. Or, ces deux points sont certains.

I. Le premier résulte des considérations suivantes. Dans un grand nombre de cas, les chromosomes-filles I passent directement, sans aucune reconstitution nucléaire, au fuseau de la seconde figure : *Convallaria* (Schniewind), *Pallavicinia* (Farmer, Moore), *Tricyrtis* (Ikeda); *Thysanozoon*, insectes, mollusques, poissons, batraciens. Dans une autre série de cas, très nombreux aussi, la vacuole nucléaire se reforme et les chromosomes subissent une alvéolisation, parfois à peine marquée, parfois plus ou moins prononcée. Néanmoins, il n'y a *ni peloton-fille* à l'anaphase I, *ni peloton-mère*

---

(1) Le travail de Tschassownikow a confirmé notre interprétation.

à la prophase II; de plus, tout le temps que dure l'intercinèse, les chromosomes-filles I conservent des *contours latéraux* nettement distincts. Ces deux groupes de cas, où l'autonomie complète des chromosomes est donc évidente, comprennent la plupart des objets. Outre ces cas, il en existe quelques-uns où la reconstitution nucléaire, — l'alvéolisation des chromosomes-filles I, — est assez avancée pour amener la formation d'un réseau chromatique au sein duquel on perd de vue la trace latérale des chromosomes. Mais ces cas, — où d'ailleurs il n'existe pas non plus de peloton continu, — ne peuvent faire aucune difficulté. Il est clair en effet que, s'ils ne démontrent pas l'autonomie des chromosomes, ils ne prouvent pas non plus le contraire. Ils pourraient tout au plus, considérés en eux-mêmes et isolément, laisser la question en suspens. Seulement, il est de *toute évidence* que ces quelques objets doivent s'interpréter à la lumière de l'ensemble des cas que nous avons rappelés plus haut dans nos deux premiers groupes. Cela est évident, d'abord, parce que les figures de première et de seconde cinèse présentent partout une identité remarquable et exigent donc partout une intercinèse de portée identique. Cela est évident ensuite parce que ces cas à noyaux réticulés ne constituent pas une disposition diamétralement opposée aux autres : ils représentent pour ainsi dire le chaînon ultime d'une *série graduelle de dispositions d'intercinèse* dont les unes sont constituées par un passage direct de la première à la seconde division et dont les autres réalisent des approximations de plus en plus accentuées vers le réseau quiescent. Cette gradation, qui relie toutes les formes d'intercinèse, justifie sans aucun doute possible une interprétation identique pour tous les cas. Enfin, tout cela est encore renforcé d'une façon invincible par le fait que, *dans un même objet*, — *Triton* (Janssens), *Thysanozoon* (Schockaert), — on trouve, selon les cas, différentes dispositions intercinétiques, soit le passage direct, soit un réseau quiescent.

Il est donc certain, absolument certain, que, *dans tous les objets*, les chromosomes-filles I gardent leur autonomie durant l'intercinèse et deviennent les chromosomes II.

II. Il n'est pas moins certain, en second lieu, que les branches composantes des chromosomes II prophasiques sont bien les moitiés longitudinales anaphasiques I. Cela résulte nettement de la comparaison de toutes les observations que nous possédons sur l'intercinèse.

Voyons, pour commencer, les objets où on a décrit une division longitudinale anaphasique. Nous y distinguons encore, comme dans le paragraphe

précédent, trois séries de cas. Dans les objets où le passage de la première cinèse à la seconde est direct, on suit sans discontinuer les deux moitiés longitudinales anaphasiques jusqu'au fuseau II. Cela est assez rare dans les végétaux (*Convallaria* et probablement *Tricyrtis*), mais se vérifie assez fréquemment dans les animaux. Dans la seconde série de cas, caractérisée pas une reconstitution nucléaire incomplète, il arrive souvent aussi que les deux branches longitudinales, surtout dans les V simples et les V caudés, demeurent nettement dictinctes durant toute l'intercinèse : le *Trillium*, le *Desmognathus*, entre autres, en fournissent de beaux exemples. Enfin, les cas de reconstitution nucléaire assez complète doivent encore, et *pour les raisons données plus haut*, s'interpréter à la lumière des autres. Il est même possible que, durant l'intercinèse, les moitiés longitudinales en arrivent à se rapprocher si étroitement que le chromosome total de la prophase II paraîtrait d'abord indivis. Cela n'empêcherait pas que, même dans ces cas, il faudrait admettre que les moitiés longitudinales anaphasiques I ont gardé leur autonomie et deviennent les moitiés constitutives des chromosomes II.

Il importe d'ailleurs de remarquer que, à la fin de l'anaphase, les branches longitudinales sont, l'une par rapport à l'autre, tout aussi indépendantes que le sont, les uns par rapport aux autres, les chromosomes d'un diaster somatique. Le problème de leur persistance autonome à travers l'intercinèse n'est donc pas plus difficile que celui de la persistance autonome des chromosomes somatiques au sein du repos nucléaire.

Parmi les objets pour lesquels on a décrit une division transversale anaphasique I ou bien pour lesquels on n'aurait observé rien de spécial à l'anaphase I, ceux dont l'étude n'a pas encore été reprise ne peuvent fournir aucun renseignement complet sur le point actuel. Toutefois, — en écartant les objets dont l'étude a été par trop fragmentaire ou bien s'est montrée trop ardue, — on peut, d'après les figures des auteurs et en s'aidant de la comparaison avec les objets voisins, conclure sans hésiter que, toujours, les deux branches composantes des chromosomes II sont des branches qui, *dès l'anaphase I*, se trouvaient différenciées dans les chromosomes-filles I. D'autre part, nous savons qu'aucun cas n'a été démontré de division transversale anaphasique et qu'au contraire les objets sur lesquels nous possédons assez de documents se prêtent mieux à l'admission d'une division longitudinale anaphasique. Il ne nous semble donc pas téméraire d'admettre que, dans tous les cas, ce sont des moitiés longitudinales anaphasiques I qui deviennent les chromosomes-filles II.

§ 7. Conclusion générale. — État de la question des cinèses de maturation.

Nous pouvons donc, en terminant, répéter la conclusion que nous annoncions au début de ce travail : dans un grand nombre d'objets, le processus des cinèses de maturation répond parfaitement à un seul et même schéma, le *schéma hétérohoméotypique* tel que nous l'avons défini p. 254. « 1) Les deux branches constitutives des chromosomes I définitifs se séparent l'une de l'autre, dans chaque chromosome, à la première cinèse.

2) Les chromosomes-filles I subissent, dès la fin de la métaphase ou durant l'anaphase, une division longitudinale.

3) Les chromosomes-filles I, ainsi constitués, gardent, durant l'intercinèse, leur autonomie. Les chromosomes-filles I deviennent les chromosomes II et les moitiés longitudinales anaphasiques deviennent les branches constitutives des chromosomes II.

4) Ce sont ces branches, — et par conséquent les moitiés longitudinales anaphasiques, — qui se séparent, dans chaque chromosome, à la II^de^ figure. »

En ce qui concerne les autres objets, — si l'on ne considère que ceux dont l'étude n'est pas à abandonner complètement ou à refaire d'une manière plus approfondie, — il faut dire que, loin d'apporter aucune preuve contre le schéma établi pour le premier groupe, ils fournissent au contraire des indices très nets de ce schéma.

Le *schéma hétérohoméotypique*, nous l'avons fait remarquer plusieurs fois, ne s'oppose qu'au seul schéma *postréductionnel* et force à conclure uniquement que, s'il existe une cinèse réductrice, ce ne peut pas être la seconde cinèse de maturation. — Cinèse réductrice, disons-nous, et nous voulons signifier par là une cinèse qui distribuerait aux deux pôles des chromosomes somatiques complets et qui donc *effectuerait* réellement la réduction d'un nombre n de chromosomes à un nombre $\frac{n}{2}$.

Mais *deux possibilités* restent ouvertes au sujet de l'existence d'une semblable cinèse et toute la question porte sur la valeur à attribuer aux *branches constitutives* des chromosomes I. Si l'on tient ces dernières pour de véritables moitiés longitudinales d'un segment chromatique primitif, il faudra dire que la cinèse hétérotypique est équationnelle au même titre que la cinèse homéotypique. Si, au contraire, on démontre que les deux branches

représentent chacune un chromosome somatique complet, il en résultera que la cinèse hétérotypique, en dissociant ces deux branches, serait l'artisan de la vraie réduction. Dans la première hypothèse se vérifierait le schéma eumitotique; dans la seconde, au contraire, le schéma préréductionnel.

La question du mécanisme de la réduction numérique se trouve donc ramenée pour tous les objets à un seul point : comment se forment les branches composantes de chacun des chromosomes I définitifs? L'étude de ce problème fera l'objet de notre seconde partie. Disons-le dès maintenant, c'est le *schéma préréductionnel* dont nous espérons démontrer la réalité [1].

En terminant cette première partie de notre travail, nous rappelons encore que les pages précédentes ne constituent qu'un essai. Notre but sera atteint si l'on reprend ou si l'on expose avec plus de détails les observations litigieuses dont nous avons révoqué en doute la valeur probante. Nous avons eu, au cours de ce travail, à formuler d'assez nombreuses critiques. Nous nous sommes résigné à le faire parce que nous avons conscience d'être prêt à reconnaître, — si on nous le démontre, — que nous nous sommes trompé.

---

[1] Nous aurons aussi, dans notre seconde partie, à caractériser complètement l'hétérotypie et l'homéotypie et à faire ressortir les traits qui les distinguent des cinèses somatiques.

BIBLIOGRAPHIE.

N. B. Cette liste bibliographique est loin de comprendre tous les mémoires qui ont été publiés sur la question de la maturation. D'abord, nous ne nous occupons, dans notre première partie, que des travaux qui concernent la seconde période des cinèses maturatives. De plus, nous avons omis à dessein, dans notre revue critique, de nous arrêter à bon nombre de travaux qui ne contiennent que des données par trop incomplètes, ou dans lesquels les auteurs se contentent d'exprimer leur opinion sans l'appuyer d'aucun document. Notre liste bibliographique ne comprend que les mémoires dont nous avons fait l'examen.

L'astérisque indique les travaux que nous n'avons pas eus à notre disposition.

Quelques erreurs se sont glissées dans l'indication des dates, au cours de notre mémoire; le lecteur les rectifiera aisément

I. Sporogénèse végétale.

1904 *Allen, C. E.* : Chromosome reduction in Lilium canadense; Bot. Gaz., vol. XXXVII.

1905 » : Nuclear division in the Pollen mother-cells of Lilium canadense; Annals of Botany, vol. XIX.

1901 *Andrews, F. M.* : Karyokinesis in Magnolia and Liriodendron with special reference to the behavior of the chromosomes; Beih. z. Bot. Centralbl., XI.

1899 *Atkinson, G. F.* : Studies on reduction in plants; Bot. Gaz., XXVIII.

1894 *Belajeff, W.* : Zur Kenntniss der Karyokinese bei den Pflanzen; Flora.

1898 » : Ueber die Reductionstheilung des Pflanzenkerns; Ber. Bot. Ges., vol. XVI.

1904 *Berghs, J.* : La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. I. Depuis le spirème jusqu'aux chromosomes mûrs dans la microsporogénèse d'*Allium fistulosum* et de *Lilium lancifolium (speciosum)*; La Cellule, t XXI.

1897* *Calkins, G. N.* : Chromatin-reduction and tetrad-formation in Pteridophytes; Bull. Torrey Bot. Club, vol. XXIV.

1903 *Coker, W. C.* : On the Gametophytes and Embryo of Taxodium; Bot. Gaz., vol. XXXVI.

1899 *Davis, Br. M.* : The spore mother cell of Anthoceros; Bot. Gaz., XXVIII.

1895 *Dixon, H.* : On the chromosomes of Lilium longiflorum; Proc. of the Roy. Irish Academy.

1901 » : On the first mitosis of the spore mother cells of Lilium; Notes from the Botanical Laboratory of Trinity College, Dublin.

1900 *Duggar, B. M.* : Studies on the development of the pollen-grains in Symplocarpus and Peltandra; Bot. Gaz., XXIX.

1902 *Ernst, A.* : Chromosomenreduktion, Entwickelung des Embryosackes und Befruchtung bei Paris quadrifolia L. und Trillium grandiflorum, Salisb.; Flora, vol XCI.

1894 *Farmer, J. B.* : Studies in Hepaticæ; Ann. of Bot., VIII.

1895 » : On spore formation and nuclear division in Hepaticæ; Ann. of Bot., IX.

1895 » : Ueber Kernteilung in Liliumantheren, besonders in Bezug auf die Centrosomenfrage; Flora.

1895 » : On the division of the chromosomes in the first Mitosis in the Pollen mother cell of Lilium; Journ. of the Roy. Micr. Soc.

1903 *Farmer, J. B., and Moore* : New investigations into the reduction phenomena of animals and plants; Proc Roy. Soc., vol. LXXII.

1904 » » : On the maiotic Phase (Reduction Divisions) in animals and plants; Quart. Journ. micr. Science, vol. XLVIII.

1899 *Gregoire, V.* : Les cinèses polliniques dans les Liliacées; Bot. Centralbl.

1899 » : Les cinèses polliniques dans les Liliacées; La Cellule, t. XVI.

1903 *Grégoire. V., et Wygaerts, A.* : La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques, I; La Cellule, t. XXI.

1904 *Grégoire, V.* : La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation; La Cellule, t. XXI.

1903 *Gregory, R. P.* : The reduction division in Ferns; Proc. Roy. Soc., vol XXIII.

1904 » : Spore formation in Leptosporangiate Ferns; Ann. of Bot., vol. LXXI.

1898 *Guignard, L.* : Les centres cinétiques chez les Végétaux; Ann. Sc. Nat., Bot.

1898 » : Le développement du pollen et la réduction chromatique dans le *Najas major*; Arch. de l'Anat. micr., t. II.

1884 *Heuser, E* : Beobachtungen über Zellkernteilung; Bot. Centralbl., vol. XVII.

1902 *Ikeda, T.* : Studies on the physiological functions of antipodals and related phenomena of fertilization in Liliaceæ. I. Trycirtis hirta; Bull. of the Coll. of Agr., Tokyo.

1897 *Ishikawa, C.* : Studies on reproductive elements. Die Entw. der Pollenkœrner von Allium fist.; Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo, vol. X.

1901 » : Ueber die Chromosomenreduktion bei Larix leptolepis; Beih. z. Bot. Centralbl., vol. XI.

1900 *Juel, H. O.* : Beiträge zur Kenntnis der Tetradenteilung; Jahrb. f. wiss. Bot., vol. XXXV.

1901 *Koernicke, M.* : Studien am Embryosack-Mutterzellen; Sitzb. d. Niederrh. Ges.

1904 *Merriman, M.* : Vegetative Cell division in Allium; Bot. Gaz., XXXVII.

1903 *Moore, Andrew C.* : The mitoses in the spore mother cells of Pallavicinia; Bot. Gaz., vol. XXXVI.

1897 *Mottier, D. M.* : Beiträge zur Kenntnis der Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen und Monokotylen; Jahrb. wiss. Bot., vol. XXX.

1897 » : Ueber das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosackes etc.; Jahrb. wiss. Bot., vol. XXXI.

1903 » : The behavior of the chromosomes in the spore mother cells of higher Plants and the homology of the Pollen and Embryosac-mothercells; Bot. Gaz., vol. XXXV.

1904 » : Fecundation in plants; Washington.

1902 *Murbeck, S.* : Ueber die Embryologie von Rupia rostellata; Kongl. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar, vol. XXXVI.

1897 *Osterhout, W. T. V.* : Ueber Entstehung der karyokinetischen Spindel bei Equisetum; Jahrb. f. wiss. Bot., vol. XXX.

1904 *Overton, J. B.* : Ueber Parthenogenesis bei Thalictrum purpurascens; Ber. deut. Bot. Ges., vol. XXII.

1904 *Rosenberg, O.* : Ueber die Reduktionsteilung in Drosera; Meddelande fran Stockholms Högskolas, Botaniska Institut, Stockholm.

1905 » : Zur Kenntnis der Reduktionsteilung in Pflanzen; Botaniska Notiser, Häftet IA.

1896 *Sargant, E.* : The formation of the sexual nuclei in Lilium martagon. I. Oogenesis; Ann. of Bot., vol. X.

1897 » : The formation of the sexual nuclei in Lilium martagon. II. Spermatogenesis; Ann. of Bot., vol. XI.

1897* *Schaffner, J. H.* : The division of the macrospore nucleus in Lilium; Bot. Gaz., vol. XXIII.

1901 » : A contribution to the Life-history and Cytology of Erythronium; Bot. Gaz., vol. XXXI.

1901 *Schniewind-Thies (von)* : Die Reduktion der Chromosomenzahl und die ihr folgenden Kernteilungen in den Embryosackmutterzellen der Angiospermen; Jena.

1898 *Stevens, W. C.* : Ueber Chromosomenteilung bei der Sporenbildung der Farne; Ber. D. Bot. Ges, vol. XVI.

1895 *Strasburger, E.* : Karyokinetische Probleme; Jahrb. f. wiss. Bot., vol. XXVIII.

1897 » : Ueber Cytoplasmastrukturen, Kern- und Zellteilung; Jahrb. f wiss. Bot., vol. XXX.

1898 *Strasburger, E., und Mottier, D. M.* : Ueber den zweiten Teilungsschritt in Pollenmutterzellen; Ber. D. Bot. Ges., vol. XV.

1900 *Strasburger, E.* : Ueber Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen etc.; Jena.

1904 » : Ueber Reduktionsteilung; Sitzungsber. Koenigl. Preuss. Akad. Wiss., vol. XVIII.

1899 *Wiegand, K. M.* : The development of the microsporangium and microspores in Convallaria and Potamogeton; Bot. Gaz., vol. XXVIII.

1904 *Williams, J. L.* : Studies in the Dictyotaceae. I. The Cytology of the Tetrasporangium and the germinating Tetraspore; Ann. of Bot, vol. LXIX.

II. Spermatogénèse et ovogénèse animales.

1903 *Ancel P.* : Histogénèse et structure de la glande hermaphrodite d'Helix pomatia; Archives de Biologie, vol. XIX.

1896 *Auerbach, L.* : Untersuchungen über die Spermatogenese von Paludina vivipara; Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., vol. XXX. (N. F., Bd. XXIII.)

1902 *Blackmann, M. W* : Notes on the spermatocytes and spermatids of Scolopendra; Bull. Univ. of Kansas, vol. X, nº 2.

1903* » : On the chromatin in the spermatocytes of Scolopendra heros; Biol. Bull.

1905 *Bonnevie, K.* : Das Verhalten des Chromatins in den Keimzellen von Enteroxenos östergreni; Anat. Anzeiger, Bd XXVI.

1901 *Bouin, P. et Collin, R.* : Contribution à l'étude de la division cellulaire chez les Myriapodes. Mitoses spermatogénétiques chez le Geophilus linearis; Anat. Anz., vol. XX.

1887 *Boveri, Th.* : Zellenstudien. I; Jena.

1888 » : Zellenstudien. II; Jena.

1890 » : Zellenstudien. III; Jena.

1904 » : Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns; Jena.

1892 *Brauer, A.* : Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megalocephala; Arch. f. mikr. Anat., vol. XLII.

1892* » : Ueber das Ei von Branchipus Grubii von der Bildung bis zur Ablage; Abh. Akad. Wiss. Berlin.

1901 *Bryce, Th. H.* : Maturation of the Ovum in Echinus esculentus; Quart. Journ. of micr. Science, vol. XXIV.

1902 » : The heterotypical division in the maturation phases of the sexual cells; Rep. LXXI. Meet. Brit. Assoc. Adv. Sc.

1895 *Calkins, N. G.* : The spermatogenesis of Lumbricus; Journ. Morph., vol. XI.

1886 *Carnoy, J. B.* : La vésicule germinative et les globules polaires chez l'Ascaris megalocephala; La Cellule, t. II.

1887 » : La vésicule germinative et les globules polaires chez quelques Nématodes; La Cellule, t. III.

1897-1900 *Carnoy et Lebrun* : La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens; La Cellule, t. XII, XIV, XVI et XVII.

1902 *Conklin, E. G.* : Karyokinesis and Cytokinesis in the Maturation, Fertilization and Cleavage of Crepidula; Journal Acad. Nat. Sci. Phila., vol. XII, 1.

1905 *Downing* : The Spermatogenesis of Hydra; Zool. Jahrb., vol. XXI.

1905 *Dublin, L.* : The history of the Germ cells in Pedicellina americana; Ann. of t New-York Ac. of Sc., vol. XVI.

1899 *Ebner, V. (von)* : Ueber die Teilung der Spermatocyten bei den Säugetieren; Sitzungsber. K. Akad. Wien, Math.-Nat. Cl., vol. CVIII.

1900 *Eisen, G.* : The spermatogenesis of Batrachoseps; Journ. Morph, vol. XVII.

1903-04 *Farmer, J. B., and Moore, J. E. S.* : Voir la section « Sporogénèse végétale ».

1882 *Flemming, W.* : Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung; Leipzig.

1887 » : Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle; Arch. f. mikr. Anat., vol. XXIX.

1894 *Foot, K.* : Maturation and fertilization in Allolobophora fætida; Journal Morph, vol. IX.

1905 *Foot, K. et Strobell, E. C.* : Prophases and metaphase of the first maturation spindle of Allolobophora fætida; Am. Journ. Anat., vol. 4.

1897 *Francotte, P.* : Recherches sur la maturation, la fécondation et la segmentation chez les Polyclades; Mém. cour. des sav. étrang Acad Roy. Belg., t. LV.

1898 » : Recherches sur la maturation, la fécondation et la segmentation chez les Polyclades; Arch. Zool. exp. gén., 3e série, vol. VI.

1900 *Gathy, E.* : Contribution à l'étude du développement de l'œuf et de la fécondation chez les Annélides (Tubifex et Clepsine); La Cellule, t. XVII.

1904 *Gerould, J. H.* : The development of Phascolosoma; Arch. de Zool. exp. et génér., Notes et Revue.

1899 *Griffin, B. B.* : Studies on the maturation, fertilization and cleavage of Thalassema and Zirphæa; Journal Morph., vol. XV.

1892 *Haecker, V.* : Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus; Zool. Jahrb., vol. V.

1893 » : Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen; Arch. f. mikr. Anat., vol. XLI.

1895 » : Die Vorstadien der Eireifung; Arch. f. mikr. Anat., vol. XLV.

1895 » : Ueber die Selbstständigkeit der väterlichen und

mütterlichen Kernsubstanz während der Embryonalentwicklung von Cyclops brevicornis; Arch f. mikr. Anat., vol. XLVI.

1897 *Haecker, V.* : Weitere Uebereinstimmungen zwischen den Fortpflanzungsvorgänge der Thiere und Pflanzen; Biol. Centralbl., Bd 17.

1898 » : Ueber vorbereitende Teilungsvorgänge bei Tieren und Pflanzen; Verh. d. Zool. Ges., vol. VIII.

1899 » : Die Reifungserscheinungen; Ergebn. Anat. u. Entw. Gesch., vol. VIII.

1899 » : Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena.

1902 » : Ueber das Schicksal der elterlichen und grosselterlichen Kernanteile. Morphologische Beiträge zum Ausbau der Vererbungslehre; Jen. Zeitschr f. Naturwiss., vol. XXXVII.

1904 » : Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Ein kritisches Referat; Weismannsche Festschrift.

1891 *Henking, H.* : Ueber Spermatogenese und deren Beziehungen zur Eientwicklung bei Pyrrhocoris apterus L.; Zeitschr. wiss. Zool., vol. LI.

1904 *Henneguy, F.* : Les Insectes Paris.

1888 *Hermann, F.* : Beiträge zur Histologie des Hodens; Arch. f. mikr. Anat., XXXIV.

1890 *Hertwig, O.* : Vergleich der Ei- u. Samenbildung bei Nematoden; Arch. f mikr. Anat., vol. XXXVI.

1903 *Hertwig, R.* : Eireife und Befruchtung. In : Handbuch der vergleich. und experim. Entwickelungslehre der Wirbeltiere, herausgeg. von O. Hertwig.

1901 *Holmgren, Nils* : Ueber den Bau der Hoden und die Spermatogenese von Silpha carinata; Anat. Anz., vol. XXII.

1900 *Janssens, F. A.* : Rapprochement entre les cinèses polliniques et les cinèses sexuelles dans le testicule des Tritons; Anat. Anz., vol. XVII.

1901 » : La spermatogénèse chez les Tritons; La Cellule, t. XIX, 1.

1903 *Janssens et Dumez* : L'élément nucléinien pendant les cinèses de maturation des spermatocytes chez Batrachoseps attenuatus et Pletodon cinereus; La Cellule, vol. XX, 2.

1904 *Janssens et Elrington* : L'élément nucléinien pendant les cinèses de

maturation dans l'œuf de l'*Aplysia punctata;* La Cellule, vol. XXI, 2.

1904 *Janssens, F. A.* : Das chromatische Element während der Entwickelung des Ovocytes des Triton; Anat. Anz., Bd 24.

1904 *Jenkinson* : Observations on the maturation and the fertilization of the egg of Axolotl; Quaterly Journ. of microsc. Science, 48.

1892 *Julin, Ch.* : Structure et développement des glandes sexuelles. Spermatogénèse et ovogénèse chez *Styelopsis grossularia*; Bull. Scient. Nord de la France et Belgique, t. XXV

1901 *King, Helen D.* : The maturation and fertilization of the egg of Bufo lentiginosus; Journ. Morph., vol. XVII.

1902 » : Preliminary note on the formation of the first polar spindle in the egg of Bufo lentiginosus; Anat. Anz., vol. XXI.

1899* *Kingsbury, B. F* : The reducing divisions in the spermatogenesis of Desmognathus fusca; Zool. Bull., vol. II.

1902 » : The spermatogenesis of Desmognathus fusca; The Amer. Journ. of Anat., vol. I.

1897 *Klinckowström, A. V.* : Beiträge zur Kenntniss der Eireifung und Befruchtung bei Prostheceræus; Arch. f. mikr. Anat., vol. XLVIII.

1895 *Korschelt, E.* : Ueber Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis; Zeitschr. f. wiss. Zool., vol. LX.

1903 *Korschelt und Heider* : Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena.

1904 *Labbé, A* : Sur la formation des tétrades et les divisions maturatives dans le testicule du Homard; C. R. Ac. Sc. de Paris, vol. CXXXVIII.

1902 *Lebrun, H.* : La vésicule germinative et les globules polaires chez les Anoures. Les cinèses sexuelles des Anoures; La Cellule, t. XIX.

1902 » : Les cinèses sexuelles chez Diemyctilus torosus; La Cellule, t. XX, 1.

1897 *Lee, A. (Bolles)* : Les cinèses spermatogénétiques chez l'Helix pomatia; La Cellule, t. XIII.

1898 *Lenhossek, M. V.* : Untersuchungen über Spermatogenese; Arch. f. mikr. Anat., vol. LI.

1898 *Loukjanow, S M* : Contribution à l'étude de la spermatogénèse chez la souris blanche; Arch. Sc. Biol., t. 6.

1902 *Lerat, P.* : La première cinèse de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse du Cyclops strenuus; Anat. Anz., vol. XXI.

1905 *Lerat, P.* : Les phénomènes de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse du Cyclops strenuus; La Cellule, t. XXII.

1901 *Lillie, F. R* : The organisation of the egg of Unio, based on a study of its maturation, fertilization and cleavage; Journ. Morph., vol. XVII.

1900 *Linville, H. R.* : Maturation and fertilization in Pulmonate Gastropods; Bull. Mus. Comp. Zool Harvard Coll. Boston, vol. XXXV.

1904 *Lotsy, J. P.* : Die Wendung der Dyaden beim Reifen der Tiereier als Stütze fur die Bivalenz der Chromosomen nach der numerischen Reduktion; Flora, vol. XCIII.

1904 *Mattiesen* : Ein Beitrag zur Embryologie der Süsswasserdendrocœlen; Zeitschr. f. wiss. Zool., vol. LXXVII.

1900 *Mc. Clung, C. E.* : The spermatocyte divisions of the Acrididæ; Bull. Univ. Kansas

1902 » : The spermatocyte divisions of the Locustidæ; Bull. Univ. Kansas.

1899 *Mc. Gregor, J. H.* : The spermatogenesis of Amphiuma; Journ. Morphol., vol. XV, suppl.

1896 *Meves, F.* : Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa; Arch. f. mikr. Anat., vol. XLVIII.

1902 » : Ueber oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung an Paludina und Pygæra; Arch. f. mikr. Anat., vol. LXI.

1898 *Montgomery, Th. H.* : The spermatogenesis up to the formation of the spermatid; Zool. Jahrb., vol. XII.

1899 » : Chromatin reduktion in the Hemiptera; Zool. Anz., vol. XXII.

1900 » : The spermatogenesis of Peripatus Balfouri up to the formation of the spermatid; Zool. Jahrb., Abt. Anat. und Ont., vol. XIV.

1901 » : A study of the chromosomes of the germcells of Metazoa; Trans. Amer. Philos. Soc., vol. XX.

1902 » : Further studies on the chromosomes of the Hemiptera heteroptera; Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia.

1903 *Montgomery, Th. H.* : The heterotypic Maturation mitosis in Amphibia and its general significance; Biol. Bull., vol. IV.

1904 » : Some observations and considerations upon the Maturation phenomena of the germ-cells; Biol. Bull., vol. VI.

1905 » : The spermatogenesis of Syrbula and Lycosa with general considerations upon chromosome-reduction and the heterochromosomes; Proc. of the Acad of Sciences, Philadelphia.

1896 *Moore, J. E. S.* : On the structural changes in the reproductive cells during the spermatogenesis of the Elasmobranchs; Quart. Journ micr. Sc., vol. XXXVIII.

1902 *Moszkowski, M.* : Zur Richtungskörperbildung von Ascaris megalocephala; Arch. f. mikr. Anat , vol. LIX.

1903 *Nekrassoff* : Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Eies von Cymbulia peronii; Anat. Anz., vol XXIV.

1901 *Nichols, Louise* : The spermatogenesis of Oniscus asellus with special reference to the history of the chromatin; Amer. Naturalist, vol. XXXV.

1902 » : The spermatogenesis of Oniscus asellus with special reference to the history of the chromatin; Proc. Amer. Philosoph. Soc. Philadelphia, vol. XLI.

1898 *Paulmier, F. C.* : Chromatinreduction in the Hemiptera; Anat. Anz , vol. XIV.

1899 » : The spermatogenesis of Anasa tristis; Journ. Morphol., vol. XV, suppl.

1901* *Prowazek, S.* : Spermatologische Studien. I. Spermatogenese der Weinbergschnecke; Arb. Zool. Inst. Wien, vol. XIII.

1901 » : Zur Vierergruppenbildung bei der Spermatogenese; Zool. Anz., Bd 25.

1902 » : Ein Beitrag zur Krebsspermatogenese; Zeitschr. f wiss. Zool., vol. LXXI

1892 *Rath, O. (vom)* : Zur Kenntnis der Spermatogenese von Gryllotalpa vulg.; Arch. f mikr. Anat., vol. XL

1893 » : Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese von Salamandra maculosa; Zeitschr. f. wiss. Zool., vol. LVII.

1895 » : Neue Beiträge zur Kenntnis der Chromatinreduction der Samen- und Eireife; Arch. f. mikr. Anat., vol. XLVI.

1898 *Rawitz, B.* : Untersuchungen über Zellteilung. II. Die Teilung der Hodenzellen und die Spermatogenese bei Scyllium can ; Arch. f. mikr. Anat , vol. LIII.

1893 *Rueckert, J.* : Zur Eireifung bei Copepoden ; Anat. Hefte, IV.

1894 » : Die Chromatinreduction bei der Reifung der Sexualzellen ; Ergebn. Anat. und Entw.-Gesch., vol. III.

1897 *Sabaschnikoff, M.* : Beiträge zur Kenntnis der Chromatinreduction in der Ovogenese von Ascaris megalocephala ; Bull. Soc Imp Nat. Moscou.

1902 *Schockaert, R.* : L'ovogénèse chez le *Thysanozoon* etc. IIe partie ; La Cellule, t. XX.

1904 *Schreiner, A., und Schreiner, K. E.* : Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren. Ein Beitrag zur Frage nach der Chromatinreduction ; Anat. Anz., vol. XXIV.

1905 » : Ueber die Entwickelung der männlichen Geschlechtszellen von Myxine glutinosa ; Archives de Biologie, vol. XXI.

1901 *Sinéty, R. (de)* : Cinèses spermatocytiques et chromosome spécial chez les Orthoptères ; Compt rend. Acad. Sc. Paris, T. CXXXIII.

1901 » : Recherches sur la Biologie et l'Anatomie des Phasmes ; La Cellule, t. XIX.

1904 *Smallwood, W. M.* : The maturation, fertilization and early cleavage of Haminea solitaria ; Bull. of the Museum of compar. Anat. Harv. Coll., vol. XLV, 4.

1903 *Stevens, N. M.* : The ovogenesis and spermatogenesis of Sagitta bipunctata ; Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. und Ontog , vol. XVIII.

1904 » : Further studies on the ovogenesis of Sagitta ; Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. und Ontog., vol XXI.

1902 *Sutton, W. S.* : On the morphology of the chromosome group in Brachystola magna ; Biol. Bull., vol IV.

1904 *Tretjakoff, D.* : Die Spermatogenese bei Ascaris megalocephala ; Arch. f. mikr. Anat., vol LXV.

1904 » : Die Bildung der Richtungskörperchen in den Eiern von Ascaris megalocephala ; Arch. f. mikr. Anat., vol. LXV.

1905 *Tschassownikow, S.* : Ueber indirekte Zellteilung bei der Spermatogenese von Helix pomatia ; Anat. Hefte, vol. XXIX, Heft 2.

1883 *Van Beneden, E.* : Recherches sur la maturation de l'œuf, la fé-

condation et la division cellulaire; Arch. de Biol., t. IV.

1884 *Van Beneden, E., et Julin, C.* : La spermatogénèse chez l'Ascaride mégalocéphale; Bull. Acad. Roy. Sc. Belg., 3e série, t. VII.

1897-8 *Van der Stricht, O.* : La formation des deux globules polaires et l'apparition des spermocentres dans l'œuf de *Thysanozoon*; Arch. Biol., t. XV.

1899 *Van Name, W. G.* : The maturation, fertilization and early development of the Planarians; Trans. Connecticut Acad., vol. X.

1903 *Vejdowsky, Fr., et Mrazek* : Umbildung des Cytoplasma während der Befruchtung und Zellteilung nach den Untersuchungen an Rhynchelmis-Ei; Arch. für mik. Anat., Bd. LXII.

1895 *Wilcox, E. V.* : Spermatogenesis of Caloptenus femur rubrum and Cicada tibicen; Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Boston, vol. XXVII.

1896 » : Further studies on the spermatogenesis of Caloptenus; Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Boston, vol. XXIX.

1899 *Wilson, E. B.* : On protoplasmic structures in the eggs of Echinoderms and some other animals; Journ. of Morph., XV, Suppl.

ERRATUM.

C'est par erreur que Nichols a été indiqué parmi les partisans du schéma hétérohoméotypique (p. 256 et 349), et Andrews parmi les partisans du schéma postréductionnel (p. 236).

TABLE DES MATIÈRES.

TROISIÈME SECTION.

L'ovogénèse animale.

QUATRIÈME SECTION.

Synthèse générale.

SPERMATOGÉNÈSE DANS LES BATRACIENS.

III.

Évolution des Auxocytes mâles

DU

BATRACOSEPS ATTENUATUS

PAR

F. A. JANSSENS

PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN.

(Mémoire déposé le 18 avril 1905.)

Évolution des Auxocytes mâles

DU

BATRACOSEPS ATTENUATUS

Nous présentons aujourd'hui au lecteur un troisième mémoire sur la spermatogénèse dans les batraciens.

Le but principal de ce travail est d'étudier certaines formations qui ont été signalées d'abord par EISEN (00); son but secondaire est de fournir une explication objective de la genèse du stade du bouquet, que nous avons décrit dans nos publications antérieures. Nous croyons que les données que nous fourniront ces deux études aideront puissamment à l'élucidation de l'histoire de l'élément nucléinien dans l'ovocyte des batraciens.

Nous ne voulons plus revenir sur des questions que nous croyons vidées. Nous pensons qu'à partir du bouquet parfait l'explication que nous avons donnée du sort des chromosomes est maintenant très bien établie.

Après les interprétations les plus variées, on en est arrivé, en effet, à une explication qui se trouve déjà en germe dans les mémoires classiques de FLEMMING. Dans ces derniers temps, quelques voix discordantes s'étaient fait entendre. Nous pensons que les travaux de JANSSENS et DUMEZ (03), J. BERGHS (04) et GRÉGOIRE (04) [1] les ont suffisamment discutées. Aussi ne

---

[1] J. BRETLAND FARMER & J. E. S. MOORE [*On the maiotic phase (reduction divisions) in animals and plants*] (05) viennent de publier le travail étendu que faisait prévoir leur note préliminaire. Ce travail semble ignorer ce qui a été écrit dans ces derniers temps sur cette question. Nous attendons en tout cas, pour notre part, une réponse aux arguments que nous avons fait valoir en collaboration avec M R. DUMEZ avant de reprendre la discussion. Nous avons déjà parlé en 1901 du second synapsis et nous l'avons interprété. JANSSENS & DUMEZ l'ont étudié longuement dans leur travail de 1903. Nous en publions aujourd'hui encore un certain nombre de figures et nous mettons à la fin de nos planches une série presque continue des stades qui le suivent jusqu'à la mise au fuseau. Notre sériation ne nous laisse aucun doute, même aprés lecture du travail de MONTGOMERY (04), ainsi que de celui de H. FARMER & MOORE (05).

comptons-nous plus revenir sur cette question. De la sériation même et de la suite de nos figures, il se dégagera cependant de nouveau une preuve de ce fait *que les chromosomes doubles des prophases de l'hétérotypie résultent du clivage des anses du bouquet suivant toute leur longueur.*

Ce travail a été fait sur des testicules que nous devons à l'obligeance de M. le Dr H. Lebrun et qui ont été fixés par nous aux liquides de Hermann et Carnoy. Les préparations ont été faites en partie par nous et par M. le Dr R. Dumez. Nous tenons à remercier ici ces Messieurs de leur précieuse collaboration.

Chapitre I.

Sériation des stades dans l'évolution de l'auxocyte.

Pendant les mois d'hiver, les testicules du *Batracoseps* sont réduits à deux filaments grêles ratatinés faisant songer à des sacs vides. Pendant les mois du printemps, ces filaments grossissent par leur bout postérieur ou proximal. A la fin du printemps et au commencement de l'été, on trouve dans l'animal un organe pair ayant la forme d'un fuseau très allongé ou plutôt d'un cylindre ou d'un boudin bien rempli et turgescent. Il s'est formé, par une prolifération très active, un tissu cellulaire compact. Les premières cinèses ont donné naissance à des spermatogonies. Le réveil de l'organe se progage de proche en proche à partir du bout proximal et il arrive un moment où tout le sac testiculaire est rempli de cellules jeunes de nouvelle formation. A tout moment, les éléments les plus jeunes, se rapprochant donc le plus des cellules-mères primitives, se trouveront au bout antérieur par rapport à l'animal, ou distal par rapport au testicule, et les cellules les plus avancées se trouveront toujours au bout postérieur ou proximal et c'est là que l'on trouvera les éléments se rapprochant le plus des spermatozoïdes achevés. Il y aura un moment où l'on trouvera les dernières cinèses somatiques ou au moins goniales au bout distal, tandis que dans la partie proximale de l'organe on aura des spermatides en voie d'évolution vers le spermatozoïde achevé. De tels testicules se trouvent vers les mois de mai et de juin. On comprend qu'ils sont extrêmement utiles pour l'établissement d'une sériation rationnelle. Des coupes longitudinales passant par l'axe médian de l'organe montrent tous les stades de l'évolution des spermatocytes et des spermatides. Nous nous trouvons donc dans le *Batracoseps* en pré-

sense d'un organe qui, au point de vue de la sériation des stades, offre le même avantage que les loges des anthères des liliacées. Les divers stades de l'évolution des auxocytes se suivent avec une telle régularité qu'il peut arriver qu'on les rencontre successivement tous ou presque tous en faisant mouvoir sous l'objectif une seule coupe du bout distal, où l'on a les dernières cinèses spermatogoniales, jusque vers les deux tiers de l'organe, où se trouvent les cinèses hétérotypiques.

Nous avons cru qu'il était indispensable de donner au lecteur une idée de cette sériation. Pour cela, nous avons pris une de nos coupes les plus complètes du mois de juin et nous en avons fait une série de microphotographies à l'aide de l'objectif apochr. 2 mm., O. N. 1.30, muni de l'oculaire 6, surmonté du petit cône photographique de Fuess. Nous installons le microscope à la limite distale de la coupe et faisons une photographie, puis nous faisons jouer la vis du mouvement de droite à gauche du chariot attaché à la platine de manière à obtenir un champ nouveau dont le bord droit est contigu au bord gauche du premier champ photographique, nous faisons une nouvelle photographie, et ainsi de suite. Les diverses photographies ainsi obtenues représentent fidèlement une bande qui serait découpée parallèlement au grand axe de l'organe et aurait la largeur d'un champ du microscope. Les tout premiers stades de l'évolution du spermatocyte ne se trouvaient pas dans cette coupe. La bande commence au troisième stade de la sériation, dont nous allons donner maintenant une idée avant de passer à leur description détaillée.

Il y a une étape qui attire immédiatemeut l'attention dans les batraciens et d'une façon plus générale dans tous les animaux. C'est le stade du bouquet. Les éléments chromatiques du noyau affectent à ce stade une disposition toute particulière qui fut, si nous ne nous trompons, tout d'abord signalée par Bolles Lee (97). Elle a été décrite ensuite par un certain nombre d'auteurs et nous l'avons pour notre part retrouvée dans tous les auxocytes mâles et femelles que nous avons eus sous le microscope. Nous pensons qu'il a une importance considérable et que de son explication parfaite dépend toute l'interprétation de l'hétérotypie. Dans ses grandes lignes, cette étape peut être définie de la manière suivante : *un stade de l'évolution des auxocytes, pendant lequel l'élément nucléinien affecte la forme d'anses, dont les extrémités sont tournées vers la sphère protoplasmatique et dont les courbures se trouvent au pôle opposé. Les anses sont en nombre réduit n/2, n représentant le nombre de bâtonnets dans les cinèses somatiques.* Cette étape, comme nous l'avons fait remarquer dans nos travaux antérieurs, se distingue

par trois particularités importantes des prophases somatiques animales ordinaires. Dans ces dernières, 1° les anses des bâtonnets tournent leurs courbures vers la sphère; 2° le nombre de ces anses est double de celui du bouquet; 3° ce stade est, dans les cinèses somatiques, une des prophases immédiates de la cinèse, tandis que dans les auxocytes elle est séparée de la première cinèse de maturation par une série de phénomènes qui sont caractéristiques de l'hétérotypie. Dans les spermatocytes, ce stade est très long.

Ces considérations nous amènent naturellement à diviser toute l'évolution de l'auxocyte en trois grandes périodes : 1° la période de préparation du bouquet parfait; 2° le bouquet; 3° les stades qui suivent le bouquet jusqu'à la mise au fuseau de l'hétérotypie.

Nous ne ferons ici qu'indiquer ces stades tout en leur donnant des noms simples et facilement compréhensibles en partie empruntés à nos prédécesseurs.

I. Avant le bouquet :

1° *Télophases* des dernières divisions spermatogoniales.

2° *Stade de repos* suivant ces divisions. Ce stade correspond au stade *deutobroque* de von Winiwarter (01).

3° Résolution des blocs chromatiques du stade de repos et apparition de filaments minces donnant au noyau un *aspect spirématique* caractéristique. C'est un stade analogue au *leptotène* de von Winiwarter, mais le filament spirématique est moins dégagé. Nous l'appellerons stade du spirème des auxocytes ou *auxospirème*, photogr. 1.

4° Dès que le filament spirématique devient évident, on voit qu'il commence à se faire une orientation vers le côté du noyau où se trouve la sphère. Le bouquet commence à s'indiquer. Nous appellerons ce stade le *bouquet grêle*, photogr. 2.

5° Stade de la première formation des filaments épais. A ce stade, on trouve des filaments épais du côté de la sphère, que nous appellerons le pôle proximal du noyau. On continue à observer des filaments minces de l'autre côté ou pôle distal. Nous l'appelons le stade du bouquet *amphitène*, photogr. 3 et 4 en partie.

II. Pendant le stade du bouquet parfait, ou *bouquet épais*, les anses du noyau affectent successivement deux orientations différentes par rapport à la sphère. Ce stade correspond au *pachytène* de von Winiwarter. Il correspond aussi au stade décrit dans les plantes, par Berghs, sous le nom de *spirème épais*, photogr. 4 à 12.

1° Pendant une première période, les anses du bouquet ont leurs extrémités libres tournées vers la sphère. C'est le stade du *bouquet orienté*, PHOTOGR. **4** à **8**.

2° Pendant une deuxième période, le noyau subit une déviation par rapport à la sphère et les anses occupent bientôt une situation qui est à angle droit avec celle du bouquet orienté. Nous l'appellerons le stade du *bouquet transverse*, PHOTOGR. **9** à **12**.

III. Après cela, le bouquet se déforme.

1° On voit apparaître d'abord au pôle distal du noyau un clivage longitudinal des anses. Ce stade dure quelque temps et s'achemine lentement vers la séparation complète des anses en deux moitiés longitudinales. Nous le désignons par le nom de *prostrepsinema*, PHOTOGR. **13** et **14**.

2° Nous réservons le nom de *strepsinema*, adopté déjà par les botanistes, au stade où cette division est complète. Ce dernier correspond au stade des noyaux *diplotènes* de VON WINIWARTER, PHOTOGR. **15**, **16** et la moitié de **17**.

3° Vient ensuite le stade de *tension nucléaire* que nous avons décrit dans nos deux travaux antérieurs. Il correspond à l'« *angular spireme stage* » de EISEN, sa fig. 34, PHOTOGR. **16**, **17***a* et *b*, et quelques noyaux de **18**.

4° Les anses doubles deviennent bientôt libres et se rapprochent de la sphère. C'est le stade du *relâchement des anses*, PHOTOGR. **18**.

5° Enfin, on a la *mise au fuseau* de l'hétérotypie, PHOTOGR. **19**.

On remarquera que dans cette énumération nous n'avons pas parlé du stade généralement décrit sous le nom de *synapsis* et que beaucoup d'auteurs ont signalé dans les plantes et les animaux.

Le synapsis a été observé sur le vivant par Miss SARGANT (97). BERGHS (04) a trouvé aussi qu'on peut observer à ce moment sur le vivant une contraction dans le contenu du noyau. Beaucoup d'auteurs ont décrit un stade analogue dans les animaux; nous ne citerons ici que MOORE (95), qui l'a signalé le premier dans le testicule des poissons et a donné son nom à ce stade, et VON WINIWARTER (01), qui le retrouve dans les œufs des mammifères et donne aux noyaux qui possèdent le *grumeau chromatique* le nom de *noyaux synaptènes*.

Nous ferons remarquer aussi que certains auteurs, comme J. MARECHAL (04) et SCHREINER (04), n'ont pas retrouvé ce stade avec la même netteté dans les œufs des poissons.

Nous gardons, pour ce qui regarde les batraciens, l'opinion que nous avons émise dans notre étude sur *les Tritons*. Elle peut se résumer de la manière suivante.

Le noyau possède, au commencement de l'évolution de l'auxocyte des batraciens, une sensibilité toute spéciale aux réactifs. Il est probable qu'il renferme à ce moment une substance susceptible de coagulation facile avec contraction concomitante. Ce qui donne le plus de poids à cette manière de voir, c'est que les testicules de *Batracoseps* (comme des autres batraciens que nous avons observés) mal fixés renferment de nombreux noyaux ayant absolument les caractères de noyaux *synaptènes*. On les trouve dans les cystes renfermant des cellules au stade d'*auxospirème*, de *bouquet grêle* et de *bouquet amphitène*. On peut se faire une conviction sur cette question en observant des testicules fixés insuffisamment avec de bons réactifs. Les cystes de la périphérie sont souvent bien fixés dans ce cas et on y trouve des figures absolument typiques des divers stades dont nous venons de parler, tandis que dans la masse centrale du tissu cellulaire très compact, où le réactif n'a pas ou trop peu pénétré, on trouve des synapsis absolument typiques. Le lecteur se rendra compte de l'objectivité de cette remarque en examinant comparativement les PHOTOGR. **2** et **123**.

Avant de clore ce chapitre, nous voulons aussi attirer l'attention du lecteur sur la durée comparative des divers stades dont nous venons de parler. On a de sérieuses raisons pour croire que cette durée est exprimée par le nombre de cystes qui sont au même stade. Or, ce nombre lui-même est fonction des longueurs de testicule dont les noyaux sont au même stade; il se trouve donc assez bien représenté par les longueurs de la bande photographiée. Les PHOTOGR. **1**, **2** et **3** correspondent respectivement aux stades auxospirème, bouquet grêle et bouquet amphitène. Le PHOTOGR. **4** contient encore quelques noyaux à ce dernier stade. A partir de là jusqu'au PHOTOGR. **12** inclusivement, nous observons tous noyaux au stade du *bouquet épais*. **13** et **14** comprennent des noyaux en *prostrepsinema*. Puis on arrive en **15**, **16** et la première moitié de **17** au *strepsinema* proprement dit. Ces deux stades ont une durée assez forte. A partir de ce moment, les choses se précipitent de telle manière que les derniers stades ne s'étagent plus d'une façon aussi nette.

Nous voulons faire remarquer ici la durée très longue du stade du bouquet et la longueur correspondante de testicule qui comprend les cellules à ce stade. On le verra plus loin, les figures du stade *amphitène* et celles du *prostrepsinema* se ressemblent beaucoup. Avec la plus mauvaise volonté du

monde, il est cependant impossible de les confondre à cause de l'énorme espace qui les sépare.

Cette dernière remarque nous amène tout naturellement à étudier les phénomènes qui se passent dans les noyaux amphitènes.

Chapitre II.

Formation des anses épaisses du bouquet.

Nous avons vu dans le chapitre précédent que le bouquet parfait à anses épaisses ou *bouquet pachytène*, dont nous avons parlé dans nos publications antérieures, est précédé par un stade de bouquet leptotène (1).

Entre les deux, nous trouvons un stade très important ou *bouquet amphitène*, dont nous devons parler maintenant.

A la fin du *bouquet leptotène*, on trouve des noyaux dans lesquels *les parties proximales des anses sont très souvent associées deux à deux* sans qu'il y ait cependant des soudures à observer. Nous avons reproduit un de ces noyaux dans notre FIG. 15 (2). Si l'on n'avait que des figures pareilles, on ne pourrait pas en conclure que ces filaments se souderont réellement deux à deux suivant toute leur longueur.

Heureusement à de très faibles distances de ces noyaux, nous trouvons le stade *amphitène*, dont la FIG. 36 donne une bonne idée. Au pôle proximal, le noyau possède la structure du *bouquet pachytène*, FIG. 42, tandis qu'au pôle distal il conserve l'apparence du *bouquet grêle* (3), FIG. 14 et 15. L'étude attentive de ce stade dans des objets dont la fixation et la coloration (4)

(1) Disons ici, sans plus insister, que le dernier de ces stades se retrouve, mais plus difficilement, dans les urodèles indigènes et en particulier dans les tritons. Dans ces animaux cependant, il est beaucoup plus difficile, pour ne pas dire plus, de poursuivre ses modifications. Nous nous expliquons très bien, quand nous revoyons nos meilleures préparations de ces animaux, que nous ne soyons pas parvenus, en 1901, à trouver les divers aspects dont nous parlerons ici.

(2) Cette figure représente sur un même plan presque tous les filaments chromatiques du noyau. C'est pour cette raison que, surtout aux environs de la sphère, le noyau semble si encombré.

(3) Ce stade a été entrevu par nous dans les Tritons, fig. 31, 1901, mais nous en avons donné à ce moment une explication que nous devons abandonner devant les faits évidents que le *Batracoseps* nous révèle.

(4) Pour la fixation, nous préférons, à tous les liquides, celui de Carnoy. Comme on le sait, il est formé d'un mélange à parties égales d'alcool absolu, d'acide acétique cristallisable et de chloroforme, dans lesquels on dissout à saturation du sublimé corrosif. Ce liquide ne se conserve pas, il s'éthérifie et l'acétate d'éthyle formé ne reste pas dissous. Il ne faut donc jamais en avoir une réserve. Les objets sont débités en petits morceaux ou bien sont entaillés suivant leur longueur. Ils séjournent dans le fixateur jusqu'à ce qu'ils tombent au fond. Le liquide de Hermann (18 à 24 heures) nous a aussi donné de bons résultats. — La coloration a été faite à la méthode de Heidenhain.

ont été parfaites, nous donne l'explication de la formation des anses épaisses du bouquet parfait (1).

Dans la FIG. 36, même plusieurs des filaments épais sont bifides du côté distal. Nous en trouvons au moins quatre dans cette cellule, qui montrent cette particularité d'une façon bien nette. — Du côté proximal, on trouve un filament épais unique qui s'avance vers la sphère; du côté distal, ce filament se résoud en deux filaments grêles analogues à ceux des stades antérieurs et à ceux qui remplissent pendant tout le stade amphitène le pôle distal du noyau. Si l'on considère que l'état leptotène précède le stade qui nous occupe et que l'état pachytène le suit, il devient évident que les filaments pachytènes ou anses du bouquet résultent de l'accolement des filaments leptotènes deux à deux.

Les FIG. de la planche IV représentent divers cas particuliers de cette soudure dessinés d'après diverses de nos meilleures préparations. Elles sont absolument démonstratives et nous pourrions-nous passer de les étudier en particulier. Nous avons toutefois certaines observations à faire à propos d'elles et c'est pourquoi nous les passerons en revue.

Les noyaux du *Batracoseps* sont si grands qu'on doit nécessairement les débiter en plusieurs sections pour pouvoir les étudier. Nous avons fait et étudié des coupes microtomiques assez épaisses pour que certains noyaux ne fussent pas entamés. Ces coupes nous ont été très utiles pour d'autres détails de ce travail, mais n'ont pas pu nous fournir de renseignements pour élucider le phénomène qui nous occupe ici. Cela tient principalement à la nature même de l'élément nucléinien.

Dans beaucoup de plantes et d'animaux, l'élément nucléinien se vacuolise très puissamment à l'état de repos. Dans ces derniers temps, GRÉGOIRE et ses élèves (2) ont attiré l'attention sur ces faits. Dans notre objet, les filaments chromatiques ont un aspect spumeux et épineux, qui s'explique très aisément en admettant une vacuolisation de la masse chromosomiale.

Nous n'avons pas l'intention ici de nous attarder à cette question; nous voulons uniquement faire remarquer que la forme épineuse des filaments embrouille les figures et qu'on doit nécessairement recourir à des noyaux coupés en plusieurs tranches pour trouver des images nettes et démonstratives. Il se fait ainsi que dans peu de nos figures nous pouvons poursuivre

(1) Nous avions déjà observé des figures analogues dans le *Pletodon*, mais sur des préparations fixées à la solution de GILSON, qui n'est pas assez fidèle pour cet objet.

(2) Voyez surtout les travaux de GRÉGOIRE et WYGAERTS (03) et de J. KOWALSKI (04).

les filaments grêles sur une grande longueur, attendu qu'ils sortent de la coupe.

L'accolement commence au pôle proximal du noyau. Parmi les figures les plus claires que nous ayons trouvées pour ce stade primitif, nous signalons les FIG. **20** et **21**. Dans la dernière, le filament double inférieur est à peine soudé aux environs du pôle, tandis que l'anse supérieure est déjà complétement soudée. Dans la FIG. **20**, les quatre bouts touchant au pôle sont déjà épaissis, tandis que trois d'entre eux se résolvent aisément en filaments séparés du côté opposé.

Les FIG. **20** et **21** nous mettent déjà en présence de ce fait très curieux que les deux filaments devant constituer une branche épaisse peuvent être considérablement espacés avant la soudure. A ce point de vue, nous trouvons deux sortes de paires de filaments. Dans les unes, les filaments leptotènes courent presque parallèlement avant leur accolement en un seul filament pachytène, FIG. **22**, **23**, **24**, en bas, **26**, **27***a*, **28**, **29**, **35**, **37**, au milieu; dans d'autres, les filaments leptotènes qui s'associent forment entre eux un angle plus ou moins obtus, FIG. **21**, **24***c*, **25**, **27***b*, **30**, **31**, **32**, **33**, **34**, **36**. Dans certains cas, l'écart est tellement considérable que bien longtemps ils ont constitué pour nous une difficulté très grande d'interprétation. Il en est ainsi, par exemple, pour les paires, FIG. **31**, **32**, **34***b*. C'étaient même des aspects de ce genre qui nous avaient fait rejeter cette interprétation (03) pour le *Pletodon*. Parfois, on croirait que le filament pachytène vient buter à angle droit contre un filament leptotène pour s'y terminer, FIG. **25**, **31**, **32**, **34***b* [1]. Une observation plus attentive cependant conduit toujours, si la préparation est soigneusement fixée, à la conclusion certaine que la figure peut s'interpréter autrement. Une observation attentive des figures citées conduira, nous le pensons, le lecteur à la même conclusion. Ce sont ici, comme toujours, les cas clairs et certains qui doivent fournir une explication pour les cas difficiles. Les FIG. **21**, **24**, **26** , **33** et **29** mènent évidemment à l'interprétation de la FIG. **30***a*. Or, il serait peu rationnel de donner une interprétation différente à deux groupes trouvés dans le même noyau. Les groupes de la

---

[1]) Toutes les figures dont il s'agit ici ont été prises à l'intérieur de la préparation, c'est-à-dire non aux environs immédiats de la surface de section produite par le rasoir. On peut poursuivre les filaments chromosomiaux au-dessus comme en dessous de l'endroit de soudure. Nous avons observé bien souvent aux environs de la surface de section des filaments pachytènes se terminant tout contre un filament leptotène. Peut-être même que certaines figures en T doivent s'interpréter par une simple contiguité. Mais ces difficultés n'infirment en aucune façon notre interprétation pour les cas clairs.

FIG. 30 doivent donc recevoir tous les deux la même interprétation. Ils sont d'ailleurs si semblables à tous les points de vue qu'il nous paraît impossible de leur donner des significations différentes.

A mesure que l'on avance dans le testicule vers le bouquet pachytène, on voit que le pôle proximal se dégage de plus en plus et bientôt tout le noyau est envahi par les filaments gros. Il reste pendant quelque temps encore certains filaments grêles qui ne se soudent pas au pôle distal, mais bientôt la soudure est complète et dès ce moment nous arrivons au long stade du bouquet pachytène, dont nous nous sommes déjà occupé précédemment (01, 03).

Conclusions.

Cette étude mène à la conclusion que les filaments pachytènes résultent d'une soudure très précoce des filaments leptotènes. Cette soudure se fait pendant une étape spéciale que nous avons appelée le stade amphitène et qui correspond au stade synapsis des plantes et de certains animaux. Nous retrouvons les figures synaptiques à ce stade dans les objets mal fixés.

Littérature.

Des faits analogues à ceux que nous avons exposés dans ce chapitre ont été signalés, par un certain nombre d'auteurs, dans l'évolution des cellules sexuelles tant des plantes que des animaux.

C'est von Winiwarter (01) qui a proposé l'hypothèse des accolements précédant le stade des filaments épais. L'interprétation des images qu'il a décrites et dessinées était hardie à ce moment, et bien des cas figurés par lui pourraient être discutés. D'autres figures, cependant, répondent à des accolement réels. En tout cas, les études ultérieures ont donné raison à sa manière de voir.

Schoenfeld (01) a voulu voir des accolements dans des rapprochements de certains filaments. Il trouve parfois les filaments réunis trois par trois. Schoenfeld pense que ces rapprochements n'ont aucun rôle à jouer dans les mitoses de maturation, p. 49. Il nous paraît d'ailleurs difficile de ramener sa sériation au schéma de von Winiwarter, que nous croyons devoir adopter dans ses grandes lignes.

Nous avons signalé en 1903 (Janssens & Dumez) des apparences moins

claires que celles que nous trouvons aujourd'hui. Elles ne nous avaient pas convaincu.

En 1904, il parut presqu'en même temps trois mémoires différents. Il faut citer en première ligne le travail de JULES BERGHS, qui fut déposé à la rédaction de « La Cellule » le 20 juin 1904, mais qui avait été envoyé au concours universitaire six mois avant cette date. Dans ce travail, l'auteur démontre ces propositions (conclusions, p. 394) : *Pendant le synapsis, on observe des dualités évidentes, des rapprochements de filaments deux à deux. Ces rapprochements ne peuvent s'interpréter que comme l'accolement longitudinal de deux filaments amenant la formation du « spirème épais »*. Indépendamment de ce travail parurent, la même année, trois autres travaux, qui arrivent à la même conclusion. L'un, dû à A. & K. E. SCHREINER (04), est une importante note préliminaire qui a paru dans l'« Anatomischer Anzeiger »; le second, dû à ALLEN (04), parut dans la « Botanical Gazette »; le troisième, dû à J. MARÉCHAL (04), parut dans l'« Anatomischer Anzeiger ». Le premier et le troisième de ces deux travaux nous intéressent surtout, parce qu'ils décrivent des accolements dans des animaux. A. & K. E. SCHREINER ont trouvé ces figures dans les testicules de poissons (cyclostomes et squalidés), et J. MARÉCHAL dans leurs œufs (squalidés).

Le fait se confirme d'ailleurs de jour en jour.

En 1905, TRETJAKOFF et ROSENBERG ont trouvé des accolements, le premier dans les testicules d'*Ascaris*, le second dans un grand nombre de plantes.

Un de nos élèves, M. VAN MOLLÉ, trouve en ce moment des accolements démonstratifs dans les testicules de mammifères.

Nous croyons donc que le fait, qui est particulièrement évident dans les sporocytes des plantes et dans les testicules de *Batracoseps*, se retrouvera dans tous les noyaux auxocytaires, tant mâles que femelles, et cela dans les deux règnes.

CHAPITRE III.

Les chromoplastes des auxocytes de Batracoseps.

Il existe au stade bouquet dans les spermatocytes du *Batracoseps* des corps qui y ont été découverts par EISEN et nommés par lui chromoplastes. Il les définit de la manière suivante :

» *One or more rounded and well defined bodies found in the nucleus*, either free or *attached to the leaders and the chromosomes.* Chromoplasts guide the formation of the chromosomes, just as the archosomes guide the formation of the spindles. Variously named karyosome, net knot, Netzknoten, Nucleolus, etc. «

Nous soulignons la partie de cette définition que nous croyons justifiée. Le nom donné par Eisen à ce corps fait allusion à une fonction qu'il ne possède certainement pas et qui serait celle de produire les chromosomes. Nous trouvons cependant que nous pouvons lui conserver ce nom, parce que Eisen a le mérite d'avoir appelé le premier l'attention sur cette formation. Eisen a tort, d'après nous, d'assimiler ses chromoplastes à des nucléoles se colorant en noir par la méthode d'Heidenhain, p. 29. Ce n'est pas là ce qui caractérise ces productions, c'est leur rapport intime avec l'élément nucléinien ou les chromosomes. Eisen considère aussi comme caractéristique l'existence d'» endochromatic granules « dans les chromoplastes. Ces »granules« sont, d'après nous (01), des vacuoles ou petites bulles d'air. Ils ne montrent pas la réfringence spéciale, dont parle Eisen, quand la préparation a été bien déshydratée, mais on les obtient absolument caractéristiques quand la préparation a été desséchée un moment ou quand le montage de la coupe s'est fait rapidement. Eisen lui-même avoue que ces corpuscules ne se colorent par aucun colorant (p. 30) et le membre de phrase suivant est caractéristique d'une bulle d'air microscopique entourée de toutes parts d'une substance noire : »While each granule is highly refractive in the center, its outline is, on the contrary, very dark, so dark indeed that it would almost seem as if it was surrounded by a shell of some particular substance«. Et il ajoute : »Wether that is the case, wether the dark margin is only the effect of refraction, I have not been able to ascertain «.

Il n'y a pas de doute qu'il existe des ouvertures ou des vacuoles semblables dans la masse des chromoplastes, FIG. **14**, **16**, **17**, **45**, **46**, etc., et bien souvent ces vacuoles ou ouvertures sont plus profondes que celles qu'on trouve dans les nucléoles ordinaires. Nous avons même souvent remarqué que ces ouvertures traversent le chromoplaste de part en part. Nous verrons que cette remarque a son importance.

C'est surtout au stade du *bouquet épais* et du *strepsinema* qu'on observe les chromoplastes avec les caractères que leur reconnaît Eisen, p. 31. Ce sont alors *des corps très denses*, *à surface extérieure lisse et arrondie*,

Nous devons cependant compléter ici considérablement la description de EISEN. Souvent, en effet, ils sont allongés en boudin, FIG. **43**, **45**, **46**, **52**, et dans ce cas ils se trouvent en relation avec plusieurs chromosomes. D'autres fois, ils ont une forme sensiblement sphérique, FIG. **44**, **48***I*, en bas, **49**, **50**, et dans ce cas ils ne sont en relation qu'avec une seule anse entière encore, FIG. **44** au milieu et **47**, ou déjà divisée, FIG. **48***I*, **49**, **50**. Parfois, le chromoplaste est très allongé et s'incurve; alors il ne se voit entièrement qu'en faisant aller la vis micrométrique, FIG. **43**, **51**. Il est souvent unique dans ce cas. D'autres fois, il se bifurque et devient alors un corps très complexe, FIG. **48** *I* et *II*.

Nous sommes sûr que le corps que nous décrivons ici est bien celui qui a été décrit par EISEN et dessiné dans ses fig. 12, 17, 21.

Le chromoplaste est à certains points de vue un *nucléole*, mais *il se distingue de toutes les productions analogues en ce qu'il se trouve toujours en relation intime avec l'un ou l'autre chromosome qui semble se perdre dans la masse*. Nous avions d'abord l'intention de le nommer « nucléole nucléinien » pour marquer par là sa relation intime avec les chromosomes ou éléments nucléiniens. Mais ce mot a été employé principalement par CARNOY dans un sens bien particulier qu'il ne convient pas de changer au risque d'introduire une grande confusion dans la délicate question des nucléoles.

Il s'agit de voir maintenant quelle est l'origine et la signification de ce corps et aussi quel est son sort.

A mesure qu'on remonte la série des stades évolutifs des auxocytes, on voit se modifier graduellement la figure des chromoplastes.

Dans les noyaux *amphitènes* déjà, ils se montrent très anguleux et chacune des pointes dont ils sont hérissés est en relation avec un filament leptotène, FIG. **18**, **19**, **36**, **37**, **40**, **41**. Déjà ici, il a souvent la forme d'un anneau souvent très irrégulier, FIG. **40**. Dans les noyaux *leptotènes*, on retrouve la même figure, FIG. **14**, **15**, **16**, **17**. L'anneau, s'il existe, est plus régulier, FIG. **16**. Immédiatement avant le bouquet grêle, au stade *auxospirème*, le chromoplaste est toujours une masse chromatique qui se trouve en relation avec les filaments minces du spirème en formation. La FIG. **13** est catégorique à ce sujet et ne laisse subsister aucun doute. Dans le stade *deutobroque*, qui correspond au stade de repos des dernières spermatogonies, le chromoplaste est généralement très reconnaissable. Il se présente le plus

souvent sous la forme d'une grosse masse chromatique beaucoup plus irrégulière que les nucléoles très sidérophiles qui existent à côté d'eux et qui sont le plus souvent au nombre de deux, FIG. 8, 9, 11, 12. Leurs pointes sont en relation avec le réseau plus ou moins grossier qui existe à ce moment. Ici aussi, on retrouve la forme annelée.

On trouve dans le réseau nucléaire à ce stade des masses plus fortes ou des blocs de nucléine analogues à ceux que nous avons trouvés dans les Tritons (01). Mais c'est à un stade immédiatement antérieur que ces blocs se montrent beaucoup plus nettement. Ce stade, représenté par les FIG. 5, 6, 7, 8, peut être nommé celui des *télophases les plus avancées des dernières cinèses somatiques*. On y retrouve le plus souvent les chromoplastes sous la forme d'une masse unique en relation avec des séries bien orientées de blocs de nucléine, que nous reconnaissons déjà à ce moment comme des restes non équivoques des chromosomes. Jusque dans ces derniers temps, ces cellules étaient les plus jeunes que nous eussions eues sous le microscope. A ce moment, il nous semblait très probable que les chromoplastes résultaient de la soudure très intime des chromosomes aux télophases à la faveur du rapprochement. D'après beaucoup d'auteurs, il y aurait fusion à ces stades très avancés. Nous avons parlé de cette question dans notre travail en collaboration avec DUMEZ (03). Nous y disions que dans les télophases hétérotypiques le tassement au pôle ne va pas jusqu'à la fusion. GRÉGOIRE & WEYGAERTS (03, p. 16) sont aussi d'avis que ce tassement est naturel, mais que la fusion serait plutôt l'effet de réactifs (note au bas de la page).

Depuis, nous avons trouvé dans de nouvelles préparations des stades plus jeunes encore, FIG. 1, 2, 3, 4. Ces figures nous montrent très nettement certains chromosomes encore presque entiers au pôle et nullement en contact si intime avec leurs voisins. D'autre part, elles montrent aussi que les chromoplastes se sont bien formés aux pôles des télophases, à l'endroit où les divers V chromosomiaux sont réunis par leurs pointes. Il semble qu'une substance intensément sidérophile, une sorte de nucléine, soit venue empâter tout le pôle de la figure à ce moment. *Il se peut* qu'il s'agisse là d'un exsudat des chromosomes eux-mêmes. Cette dernière hypothèse semble corroborée par ce fait que tous les noyaux des auxocytes à leurs premiers stades, depuis les *télophases* jusqu'au *bouquet leptotène*, ont un fond franchement teinté de noir par l'HEIDENHAIN. Nous avions déjà observé cette particularité pour les Tritons (01).

Ces premières figures ne sont pas seulement instructives pour nous fixer sur l'endroit exact de l'apparition des chromoplastes, elles nous expliquent aussi leurs formes. Entre autres, la forme en anneau trouve une explication très naturelle par les FIG. 1, 2, 4. On sait que dans les batraciens les chromosomes se groupent nettement en couronnes aux deux pôles de la cinèse. A l'endroit des corpuscules centraux, il existe le plus souvent une ouverture dans cette couronne, là où les pointes des V se rencontrent. La FIG. 4 démontre que, même à des télophases très avancées, cet espace persiste. Il n'y a pas de doute, nous semble-t-il, sur l'identité de cette formation avec celle qu'on retrouve à des stades beaucoup plus postérieurs, comme au stade leptotène, FIG. 16. Même au stade amphitène, on observe encore des restes d'une telle disposition, FIG. 40.

Nous sommes donc pleinement justifié en concluant *que le chromoplaste prend naissance aux dernières télophases spermatogoniales et qu'il résulte d'un empâtement dû au dépôt d'une substance sidérophile entre les pointes des* V *chromosomiaux aux pôles de la figure.*

Nous devons nous demander maintenant ce *que deviennent les chromoplastes après le stade du bouquet.*

Les FIG. 48, 51, 52 nous démontrent qu'ils subsistent pendant le strepsinema. Très souvent, ils y restent entiers et y affectent bien nettement la forme d'un boudin plus ou moins allongé. A la fin de ce stade, cependant, quand les chromosomes appairés commencent nettement à s'individualiser et à se parfaire comme des éléments indépendants, ils diminuent graduellement de volume, FIG. 49, 50, 52, 53. Enfin, quand les chromosomes perdent graduellement leur aspect vacuoleux et hérissé, on les voit en même temps se fondre, FIG. 55, de telle manière que pendant le stade de tension nucléaire on n'en trouve d'ordinaire plus de traces, FIG. 56. A fortiori, au moment de la mise au fuseau, plus rien n'indique qu'une formation pareille ait jamais existé dans le spermatocyte, FIG. 57 et suivantes jusqu'à 64. Nous devons donc dire *qu'à mesure que le chromosome se remplit de substance sidérophile, le chromoplaste diminue de volume.* Il est donc naturel de le considérer comme une substance destinée à être absorbée par les chromosomes à la fin du stade auxocytaire, comme il semble qu'elle a été excrétée par eux au commencement de ce stade.

La conclusion dernière de ceci serait qu'une partie au moins de la substance chimique des chromosomes est retravaillée dans ce long stade et

que par conséquent, quant à sa matière, un chromosome des télophases spermatogoniales n'est pas identique avec ce même chromosome aux prophases hétérotypiques. Cette conclusion n'est pas aussi radicale, beaucoup s'en faut, que celle émise par CARNOY & LEBRUN pour l'évolution de l'élément chromatique dans l'œuf, mais elle nous en rapproche quelque peu.

Cette conclusion nous permet aussi de conserver à ces formations le nom de chromoplaste, qui leur a été donné par EISEN. Le savant américain prenait ce nom dans un sens morphologique; nous le prenons dans un sens trophique.

CHAPITRE IV.

Signification des anses du bouquet et, partant, des dyades hétérotypiques.

Dans notre travail de 1903, nous avons appelé l'attention (p. 426) sur un fait important, c'est qu'à un stade plus ou moins jeune les anses du bouquet sont en continuité du côté du pôle proximal du noyau. Le même fait a été observé dans les œufs de poissons par SCHREINER (04, p. 563). Nous devons, avant de poursuivre notre description, donner quelques explications supplémentaires à ce sujet.

Le phénomène de la continuité des extrémités des anses s'observe souvent entre filaments pachytènes, FIG. **24***c*, **27***a*, **37***a*, avec une entière certitude, mais [et ceci est un correctif à notre travail précédent] ce phénomène n'est pas général à ce stade, FIG. **42**. — Au stade leptotène, on trouve souvent aussi des filaments fins s'incurvant du côté du pôle proximal, FIG. **14**, **15**, **59**, PL. VII. Mais ici encore on trouve bien certainement des filaments qui se terminent librement au pôle. A la fin du stade amphitène, nous avons de rares fois trouvé deux filaments leptotènes enroulés en torsade et nettement en continuité du côté de la sphère, FIG. **38**, **39**. Le rapprochement des deux parties semble être en retard dans ces cas pour une cause qui nous échappe pour le moment.

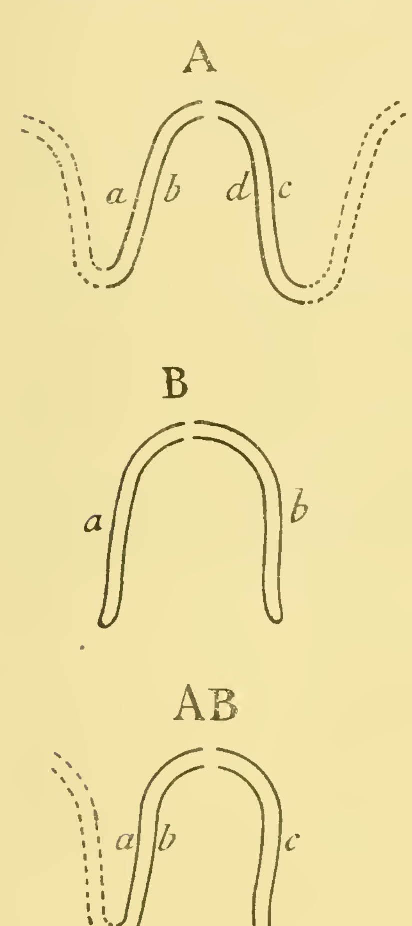
De l'interprétation exacte de ces phénomènes dépendra la signification à attribuer aux anses du bouquet. Il y a, en effet, *deux interprétations* contraires en présence.

1° *Les filaments qui s'incurvent ainsi aux environs de la sphère représentent les chromosomes des télophases des dernières cinèses goniales et leur point de courbure représente la pointe des* V *de ces chromosomes.*

2° Ou bien *les anses du bouquet pachytène représentent les chromosomes spermatogoniaux soudés deux à deux suivant toute leur longueur et les pointes des* V *sont noyées dans le chromoplaste au pôle distal du noyau.*

1° *Discussion de la première hypothèse.*

Il faudrait supposer, dans cette première interprétation, *que les bouts libres des chromosomes se trouvent dans les chromoplastes et qu'ils vont s'y souder deux à deux pour former les anses du bouquet* une fois que les chromoplastes auront disparu.



Deux cas peuvent se présenter ici. A. Parfois deux chromosomes viennent se superposer et on aura alors des anses pachytènes s'incurvant au pôle proximal, FIG. 21*b*, 24*c*, 27*a*, 30*a*, 37. B. D'autres fois, les deux branches d'un même V s'enroulent l'une autour de l'autre, FIG. 38, 39 (24*a*, 25, 33, 38*b* et bien d'autres pourraient s'interpréter de cette manière), et dans ce cas l'anse *pachytène* future viendra se terminer librement au pôle proximal.

Dans le cas A, une anse pourrait être formée de 4 moitiés de chromosomes différents. Dans le cas B, une anse serait formée de 2 chromosomes soudés par leurs 4 bouts libres. Enfin, il resterait le cas où une anse serait formée d'un côté de deux moitiés de deux chromosomes différents et de l'autre côté d'un chromosome incurvé, ce serait le cas AB.

Ainsi se trouveraient interprétées très facilement les diverses formes des chromosomes avant leur mise au fuseau. Si les dyades ont leurs bouts libres, elles proviendraient du cas A ; si les deux bouts étaient soudés de manière à former un anneau, on serait en présence du cas B ; et, enfin, si d'un côté seulement les bouts sont soudés, on serait en présence du cas AB. On sait que ces diverses formes de dyades se présentent dans presque toutes les hétérotypies qu'on a étudiées.

Ainsi s'interpréterait très naturellement aussi cette particularité observée par plusieurs auteurs de l'existence d'un épaississement au milieu d'une dyade, comme nous l'avons signalé en 1901, p. 77, ou l'existence d'une solution de continuité constatée au milieu des deux bâtonnets parallèles dans les copépodes par RÜCKERT, HÆCKER et VOM RATH.

Si l'on admettait cette manière de voir, il faudrait dire que la première des deux cinèses de maturation serait réductionnelle au sens de WEISMANN et cela d'une façon quelque peu différente pour les divers cas, **A**, **B** et **AB**. Mais les considérations très intéressantes de BOVERI (04) sur les rapprochements à faire entre les phénomènes des cinèses de maturation et les lois de MENDEL (65) ne trouveraient plus d'application ici, du moins pour les chromosomes **B** et **AB**. En effet, examinons le cas d'une anse **B**. Elle est composée de deux parties parallèles $\underset{a}{\overline{\quad\quad}}\ \underset{b}{\overline{\quad\quad}}$ formées par le recourbement avec soudure aux bouts libres de deux chromosomes a et b. Lors des anaphases, la section se fait à la pointe des **V** et il remonte au pôle de part et d'autre $\frac{a}{2}$ et $\frac{b}{2}$. Le chromosome peut se présenter au fuseau de n'importe quelle façon, le résultat sera toujours le même. Dans le cas **A**, il en est tout autrement. Désignons, par exemple, 4 chromosomes des télophases par a, b, c, d. Ils pourront se souder dans les chromoplastes de deux façons différentes. Ou bien on aura :

$$\begin{array}{cc} a & c \\ \hline \hline b & d \end{array}$$

ou bien :

$$\begin{array}{cc} a & d \\ \hline \hline b & c \end{array}$$

Si cette dyade se met au fuseau comme elle est figurée, les deux spermatocytes II recevront dans le premier cas $\dfrac{\frac{a}{2}\quad\frac{c}{2}}{\frac{b}{2}\quad\frac{d}{2}}$, dans le second cas au contraire $\dfrac{\frac{a}{2}\quad\frac{d}{2}}{\frac{b}{2}\quad\frac{c}{2}}$. Mais il y a plus. Les deux autres moitiés de c

et d entreront dans un autre groupement chromosomial avec deux autres chromosomes, par exemple e et f, et on pourra avoir les deux cas suivants, d'après la façon dont ces deux dyades se mettront au fuseau :

$$1^{o}\quad \begin{array}{cccc} a & \frac{c}{2} & \frac{c}{2} & e \\ \hline \hline b & \frac{d}{2} & \frac{d}{2} & f \end{array}$$

$$2^{o}\quad \begin{array}{cccc} a & \frac{c}{2} & \frac{d}{2} & f \\ \hline \hline b & \frac{d}{2} & \frac{c}{2} & e \end{array}$$

Dans le premier cas, les spermatocytes II recevront de par ces deux dyades :

$$\frac{\frac{a}{2}+\frac{c}{2}+\frac{c}{2}+\frac{e}{2}}{\frac{b}{2}+\frac{d}{2}+\frac{d}{2}+\frac{f}{2}} = \frac{\frac{a}{2}+c+\frac{e}{2}}{\frac{b}{2}+d+\frac{f}{2}}$$

c'est-à-dire que les chromosomes c et d passeront en entier dans un des deux spermatocytes, tandis que dans le second cas les spermatocytes recevront

$$\frac{\frac{a}{2}+\frac{c}{2}+\frac{d}{2}+\frac{f}{2}}{\frac{b}{2}+\frac{d}{2}+\frac{c}{2}+\frac{e}{2}}$$

En d'autres mots, il pourra se faire que le cas **A**, quant au résultat dernier à obtenir, retombe dans le cas **B**.

On voit par là que si cette première hypothèse se vérifiait, il pourrait se faire que dans certains cas les deux spermatocytes II reçoivent chacun la moitié transversale de chacun des chromosomes, et dans ce cas il n'y aurait pas à proprement parler réduction au sens de Boveri. D'autre part, il pourrait aussi se faire, dans certains cas exceptionnels, que les bâtonnets entiers se trouvent distribués entre les deux spermatocytes II et alors on rentrerait dans les cas de Boveri.

Cette interprétation part de cette hypothèse que la situation des chromosomes par rapport à la sphère et aux corpuscules centraux est restée ce qu'elle était aux télophases spermatogoniales. Il est certain que les fila-

ments chromatiques ont conservé des relations avec les sphères tant au bouquet leptotène, FIG. 14. 15, 58. PL. VII, 59, PL. VII, que pendant le long stade pachytène, FIG. 62, PL. VII, 63, PL. VII.

2° *Discussion de la deuxième hypothèse.*

On peut considérer aussi les anses du bouquet pachytène comme étant les chromosomes des télophases goniales réunis deux à deux suivant toute leur longueur, de telle manière que l'anse elle-même représenterait deux chromosomes et que les courbures des V se trouveraient au pôle distal du noyau, c'est-à-dire au pôle opposé à la sphère. Cette interprétation semble, à première vue, forcée et en contradiction avec les faits rapportés sous le 1°. *Nous croyons cependant, après une étude minutieuse, devoir nous tenir à cette manière de voir*, et nous allons exposer les raisons de cette préférence.

I. La raison primordiale de cette interprétation se trouve dans la *sériation* presque *ininterrompue des stades* successifs depuis les télophases jusqu'à l'apparition bien nette des anses.

Aux dernières télophases spermatogoniales, la sphère munie de ses deux corpuscules centraux se trouve du côté où les courbures des V des chromosomes, FIG. 1 à 4, viennent de disparaître, et où, à leur place, s'est formé le chromoplaste. On trouve les sphères à cette place presque pendant tout le stade des noyaux deutobroques, FIG. 6, 8, 10. *Les sphères se trouvent généralement vers l'intérieur de la cavité du cyste*, et les chromoplastes les touchent presqu'immédiatement, FIG. 65, 66, PL. VII.

La sphère gardera sa place dans la suite, mais il n'en est pas de même du contenu du noyau. Vers la fin du stade deutobroque et surtout au commencement de l'auxospirème, le chromoplaste se montre à une certaine distance de la sphère, FIG, 11 et 65*b*, 66, PL. VII. A mesure que l'évolution du spirème avance, le chromoplaste se trouve généralement de plus en plus loin de la sphère, FIG. 12, 13. 67. Enfin, généralement au stade du spirème et du bouquet grêle, le chromoplaste occupe le pôle distal du noyau par rapport à la sphère, FIG. 14, 15. 68.

A notre avis, on ne peut expliquer la suite de ces figures que par *un mouvement du noyau*. Nous avons signalé des mouvements analogues des noyaux pendant le stade du bouquet parfait et dans les spermatocytes II (01 et 03, p. 428), et IVAR BROMAN (01) en a signalé dans les spermatides.

Il ne peut s'agir ici, en effet, d'un mouvement *isolé* des chromoplastes à l'intérieur du noyau et cela pour deux raisons : 1° à cause de l'aspect du reste du noyau et 2° à cause de la forme que prend la sphère à ce moment.

1° On trouve généralement dans le noyau des auxocytes à un stade très jeune, outre le chromoplaste très volumineux, deux nucléoles, dont l'un le plus souvent aux environs du chromoplaste et l'autre à une certaine distance de celui-ci, FIG. 9, 12, 13 [1]. Or, à travers tous les stades successifs que nous avons décrits, ces corpuscules gardent généralement leur situation respective dans la cavité nucléaire, FIG. 8, 9, 11, 12, 13, 67. D'autre part, les autres parties du noyau, par exemple les parties visibles des chromosomes, gardent pendant tout le temps leur orientation par rapport au chromoplaste, FIG. 11, 13, 67. Cela indique qu'il s'agit ici d'un mouvement d'ensemble du contenu du noyau.

2° La sphère prend aussi souvent à ces stades une figure particulière; elle porte une sorte de queue dont l'extrémité aboutit au chromoplaste, FIG. 12, 13, auquel, pendant quelque temps encore, adhère une substance plus claire et réfringente, FIG. 8, 11, 12, renfermant parfois des granules analogues aux corpuscules centraux, FIG. 8, 11 et qui ressemble à un idiosome. Ces figures indiquent clairement, à notre avis, que le noyau et la sphère ont subi, l'un par rapport à l'autre, un déplacement. Or, comme la sphère reste immobile, PL. VII, FIG. 65, 66, 67, 68, c'est le noyau qui s'est déplacé.

Il faut donc admettre que les chromosomes très déformés à ce moment, mais qui n'en existent pas moins, ont subi le même déplacement. Ce fait est assez clairement indiqué par la FIG. 67.

On doit donc logiquement admettre que la courbure des V des chromosomes goniaux reste encastrée dans le chromoplaste et se trouvera par conséquent au pôle distal pendant les stades suivants : leptotène, FIG. 14, 15, amphitène, FIG. 36, et pachytène, FIG. 42.

S'il en est réellement ainsi, comment peut-on interpréter l'existence, à ces stades, de la continuité frappante de certains filaments à l'endroit où ils touchent le pôle proximal du noyau, FIG. 14, 21, 24, 27, 37, 38, 39 ? Ces faits s'expliquent très bien par les soudures qui peuvent se produire entre les extrémités libres des chromosomes pendant les télophases de la cinèse.

---

[1] Il est probable que l'origine de ces nucléoles est analogue à celle des chromoplastes, FIG. 6, 8, 11.

Nous avons, en 1901, appelé l'attention sur ces soudures, p. 58 et 61. Nous pensions alors que chaque bout de chromosome entrait en relation intime avec le bout du chromosome voisin et qu'il se constituait ainsi un peloton unique. Nous avons fait remarquer à cette époque que les endroits d'union pouvaient s'observer parfaitement depuis les phases les plus jeunes du spirème, p. 61, et nous nous trouvions en droit de dire qu'à chaque cinèse le peloton se scindait aux mêmes endroits pour reconstituer les chromosomes des télophases. Depuis, nous avons remarqué que ces rapprochements avec soudure aux télophases ne constituent pas une règle générale et que beaucoup de bouts chromosomiaux restent indépendants de leurs voisins.

Il n'en reste pas moins incontestable que le rapprochement des extrémités chromosomiales peut être tel que pendant les premiers stades spirématiques plusieurs chromosomes restent unis ou au moins très voisins à leurs bouts.

Voici quelles sont les raisons que nous avons pour admettre une soudure temporaire, plutôt qu'une continuité véritable. 1° Il est rare, pour ne pas dire plus, qu'on ne voie pas à ces endroits de courbure une structure plus faible du filament, FIG. **24***c*, **37***a* et *b*, et même **38***c*, qui indique que la soudure n'est pas très complète. 2° Parfois, on peut constater avec certitude qu'il s'agit d'une contiguïté seulement, FIG. **21**, en bas. [1]. Il en est aussi certainement ainsi pour les deux filaments leptotènes, FIG. **24***a*, qui se sont enroulés pour former le bout pachytène à cet endroit. De plus, 3° un grand nombre de filaments leptotènes se terminent librement au pôle, FIG. **14**, **15**, **59***II*, PL. VII. Ce dernier fait emporte la conviction.

II. Il est un fait qui vient corroborer toute notre interprétation : c'est *la continuité des filaments lepto- et pachytènes à travers le chromoplaste*. Au stade pachytène, cette continuité est bien certaine et non seulement on trouve toujours, de part et d'autre, des chromoplastes allongés à ce stade des filaments chromatiques qui se correspondent, FIG. **43**, **44**, **45**, **46**, mais il arrive dans certaines circonstances (de fixation et de coloration) que l'on peut poursuivre les chromosomes à travers la masse du chromoplaste, FIG. **44**. Dans ces cas, on voit clairement qu'il y a continuité par-

[1] Le filament double *a'* se recourbe immédiatement pour revenir s'accoler à la membrane nucléaire. Nous pensons que cet accolement est temporaire et analogue à celui des filaments, FIG. **39**, en bas, et **37***b*, à gauche.

faite entre le filament qui entre dans le chromoplaste et celui qui en sort [1].

Nous pouvons donc conclure en disant que la seconde interprétation de ces deux hypothèses, p. 394, cadre beaucoup mieux avec l'ensemble des faits que nous observons dans le testicule du *Batracoseps*. En effet, 1° le chromoplaste se forme et reste à la pointe des V des chromosomes spermatogoniaux, et 2° le noyau, par un mouvement d'ensemble s'opérant pendant les premiers stades spermatocytaires (télophases, deutobroque et auxospirème), se retourne de 180° de manière que les bouts libres des V doivent arriver presque en contact avec la sphère, qui reste immobile pendant ce mouvement.

D'après cette manière de voir, la *signification d'une anse du bouquet est simple*. Elle résulte de l'accolement pendant le stade amphitène de deux chromosomes spermatogoniaux. Cet accolement commence du côté de la sphère et finit au chromoplaste.

Pendant le long stade du bouquet, les anses sont simples et par aucune méthode cytologique nous ne parvenons à y reconnaître la moindre trace de dualité. Au stade du *prostrepsinema*, chaque anse commence à se cliver suivant sa longueur du côté du chromoplaste, FIG. 48, 49, 50, et nous sommes mis en présence de figures qui rappellent très fort celles du stade amphitène. Il est toutefois impossible de confondre ces deux formations et cela pour plusieurs raisons.

1° Le stade du prostrepsinema se trouve dans le testicule à une *distance* considérable du stade amphitène. La sériation est absolument certaine (p. 384) et empêche *complètement* toute confusion.

2° La *figure* de ce stade diffère considérablement de l'amphitène.

A. Les anses n'y sont plus orientées vers la sphère.

B. Les chromoplastes y affectent presque toujours la forme de boudins

[1] Nous ne nous dissimulous pas qu'il existe des cas d'une interprétation difficile. Il arrive qu'on trouve un nombre impair de filaments en relation avec un chromoplaste. Dans ces cas, le plus souvent on voit ou bien une aspérité du chromoplaste à la limite de la coupe, qui peut très bien être considérée comme donnant insertion à un filament chromatique se trouvant dans une autre coupe, ou bien un filament qui aboutit au chromoplaste en dessous ou au-dessus de celui-ci, FIG. 51, en bas et au milieu du chromoplaste. Il est donc généralement possible de trouver une explication objective à ces apparentes exceptions. Quand le chromoplaste est allongé, il porte très souvent un filament chromosomial à ses deux extrémités. Nous pensons que celui-ci le traverse suivant son axe longitudinal et que c'est même à cause de cela qu'il possède cette forme en boudin, FIG. 43.

ou de nucléoles à surface bien arrondie, FIG. **43**, **44**, **45**, **46**, **47**, **48**, **49**, **50**, **51**, **52**. De plus, ces corps sont souvent tombés en morceaux à cette époque, FIG. **44**, **47**, **48***I*, **49**, alors que dans les noyaux amphitènes le chromoplaste est *unique* et porte des *aspérités*.

C. L'association des filaments jumeaux est ici beaucoup plus régulière. Ils ne s'éloignent jamais beaucoup l'un de l'autre.

Cela n'empêche que l'un ou l'autre groupe du prostrepsinema peut présenter des analogies frappantes avec des groupes amphitènes. On peut comparer à ce point de vue les FIG. **28**, **29**, **33**, **35** du stade amphitène avec les FIG. **48** à **52** du prostrepsinema. Or, ce sont précisément ces comparaisons qui nous permettent de dire avec une grande probabilité que les filaments qui se séparent pendant le stade du prostrepsinema sont les mêmes qui se sont associés pendant le stade amphitène.

S'il en est ainsi, les deux parties d'une dyade hétérotypique représentent deux chromosomes différents des cinèses somatiques. La figure hétérotypique sera dans ce cas réductrice aussi bien au sens de WEISMANN qu'au sens de BOVERI (04). Les rapprochements vraiment frappants que BOVERI (04) fait à ce point de vue entre l'étude anatomique du chromosome, tant dans les cinèses somatiques que dans les cinèses de la maturation, et les phénomènes de la fécondation d'un côté et les lois de MENDEL (65) de l'autre côté, trouveraient leur application ici.

BOVERI (04) admet que lors du synapsis deux chromosomes, l'un mâle et l'autre femelle (plus exactement de la race du mâle et de la femelle), entrent en conjugaison par soudure à leurs bouts. La séparation de ces deux chromosomes se ferait d'après lui dans la deuxième cinèse de maturation. Nous admettons que la conjugaison de deux chromosomes homologues de races diverses se fait au stade amphitène [1] suivant toute la longueur de ces derniers et que leur séparation s'opère pendant la première cinèse de maturation. Au point de vue du résultat final et de l'application de ces phénomènes aux lois de MENDEL, le résultat est le même. Au point de vue de la réduction, il ne reste ici qu'une difficulté, grande, à notre avis,, c'est l'explication même de la soudure si intime de ces deux chromosomes pendant tout le stade du bouquet. Cette soudure ressemble plus à une fusion qu'à une juxtaposition temporaire. Il reste là certainement un point délicat à éclairer. Nous comptons y revenir dans un travail ultérieur.

Nos observations sont enfin en concordance avec celles de BERGHS (04),

---

[1] Pendant le synapsis des auteurs.

GRÉGOIRE (04), etc. Ce dernier fait apporte un argument de plus en faveur de la deuxième hypothèse que nous avons émise.

Résumé.

D'après tout ce qui précède, il est extrêmement probable, pour ne pas dire plus, que les 12 anses du bouquet chez le *Batracoseps* résultent de la soudure deux à deux et suivant toute leur longueur des 24 chromosomes des dernières cinèses somatiques. Cette soudure commence au bout libre des anses et s'achève aux chromoplastes. Elle a lieu pendant un stade très important, que nous avons appelé stade amphitène. Pendant le stade du bouquet épais ou stade pachytène, les anses ne révèlent pas la moindre trace de dualité. Pendant le stade du prostrepsinema, on voit apparaître, à commencer du côté des chromoplastes, des filaments grêles appairés résultant du clivage des anses pachytènes. Le clivage progresse rapidement et aboutit à la production de dyades, dont les éléments ont une grande ressemblance avec les filaments qui se sont soudés pendant le stade amphitène. Ce sont ces dyades qui seront séparées pendant la première cinèse de maturation ou hétérotypie. Il est donc très probable que les deux spermatocytes II reçoivent chacun 12 chromosomes entiers, c'est-à-dire la moitié des 24 chromosomes des dernières cinèses spermatogoniales.

CHAPITRE V.

Appendice.

§ 1. Grandeur comparative des divers noyaux du testicule de Batracoseps.

Il nous a paru intéressant de rechercher quelle pourrait être la relation de volume entre les divers noyaux que l'on trouve dans les testicules de *Batracoseps*. Pour cela, nous considérons que, les noyaux étant de petites sphères ou des ellipsoïdes, leurs volumes sont entre eux comme les cubes de leurs diamètres (pour les noyaux ellipsoïdaux, nous avons pris la moyenne du plus grand et du plus petit diamètre). Nous avons mesuré dans une même coupe une vingtaine de noyaux aux mêmes stades et nous avons pris la moyenne des diverses mesures.

Pour les spermatogonies, les spermatocytes II et les spermatides, nous

avons pris les stades de repos complet. Pour les spermatocytes I, nous avons pris plusieurs stades. Voici les chiffres que nous avons obtenus :

		Cube de la moyenne des diamètres
Spermatogonies		7.5
Auxocytes :	1° Bouquet leptotène	13.8
	2° Bouquet pachytène	15.6
	3° Strepsinema	18.4
	4° Tension nucléaire et relâchement	15.4
Spermatocytes II		6.96
Spermatides		3.37

Il semble, d'après cela, que le noyau des auxocytes possède un volume double des noyaux spermatogoniaux. Le chiffre 15.6 exprime le volume relatif des noyaux en bouquet et des noyaux poststrepsinématiques. Il exprime donc bien le volume relatif de l'auxocyte pendant presque toute son évolution. Or, ce chiffre est sensiblement égal à deux fois 7.5, qui est le chiffre relatif des noyaux spermatogoniaux.

On remarquera aussi que le stade du strepsinema correspond à une période de gonflement subit, auquel fait suite un stade d'affaissement que nous avons qualifié de stade de tension nucléaire. Ce stade est donc passager et il reste établi que les noyaux des spermatocytes I en pleine évolution ont deux fois le volume des noyaux spermatogoniaux.

Si nous comparons à présent le volume des spermatocytes I et des spermatocytes II, nous trouvons une relation inverse. Les noyaux des spermatocytes II ont à peu près un volume égal à la moitié de ceux des spermatocytes I. Pour le bouquet leptotène, cette relation est pratiquement exacte : 13.8 : 6.96 = 1.98; pour le bouquet pachytène, l'excès du côté de ce dernier n'est pas grand, 15.6 : 6.96 = 2.24. Nous pouvons donc dire avec certitude que le stade de repos *qui suit l'hétérotypie* n'est pas comparable à un stade de repos somatique. En effet, s'il en était ainsi, les noyaux des spermatocytes II devraient avoir, après leur stade de repos, le même volume que ceux des spermatocytes I. En d'autres mots, il n'y a pas d'accroissement de chromatine pendant le stade de repos entre les deux cinèses de maturation.

D'autre part, les noyaux des spermatocytes II ont sensiblement le même volume que ceux des spermatogonies. S'ils contiennent la même

quantité de nucléine qu'une spermatogonie ordinaire, celle-ci doit avoir subi pendant un stade analogue au repos somatique un accroissement du simple au double, comme cela a lieu d'une cinèse somatique à l'autre. Cet accroissement ne peut avoir eu lieu après l'hétérotypie, donc il a eu lieu avant [1].

Il est logique d'admettre que cet accroissement a eu lieu pendant le stade auxocytaire. C'est ainsi qu'on s'explique pourquoi le noyau auxocytaire a un volume double de celui des spermatogonies.

Il y a plus. De même qu'au stade de repos qui suit l'hétérotypie il n'y a pas d'accroissement des chromosomes, de même après les télophases homéotypiques ce stade d'accroissement n'existe pas. En effet, les noyaux des spermatides ont à peu près la moitié du volume de ceux des spermatocytes II, 6.96 : 3.37 = 2.06. En d'autres termes, la spermatide ne renferme dans son noyau que la moitié de la masse chromatique qui se trouve dans un noyau de spermatogonie.

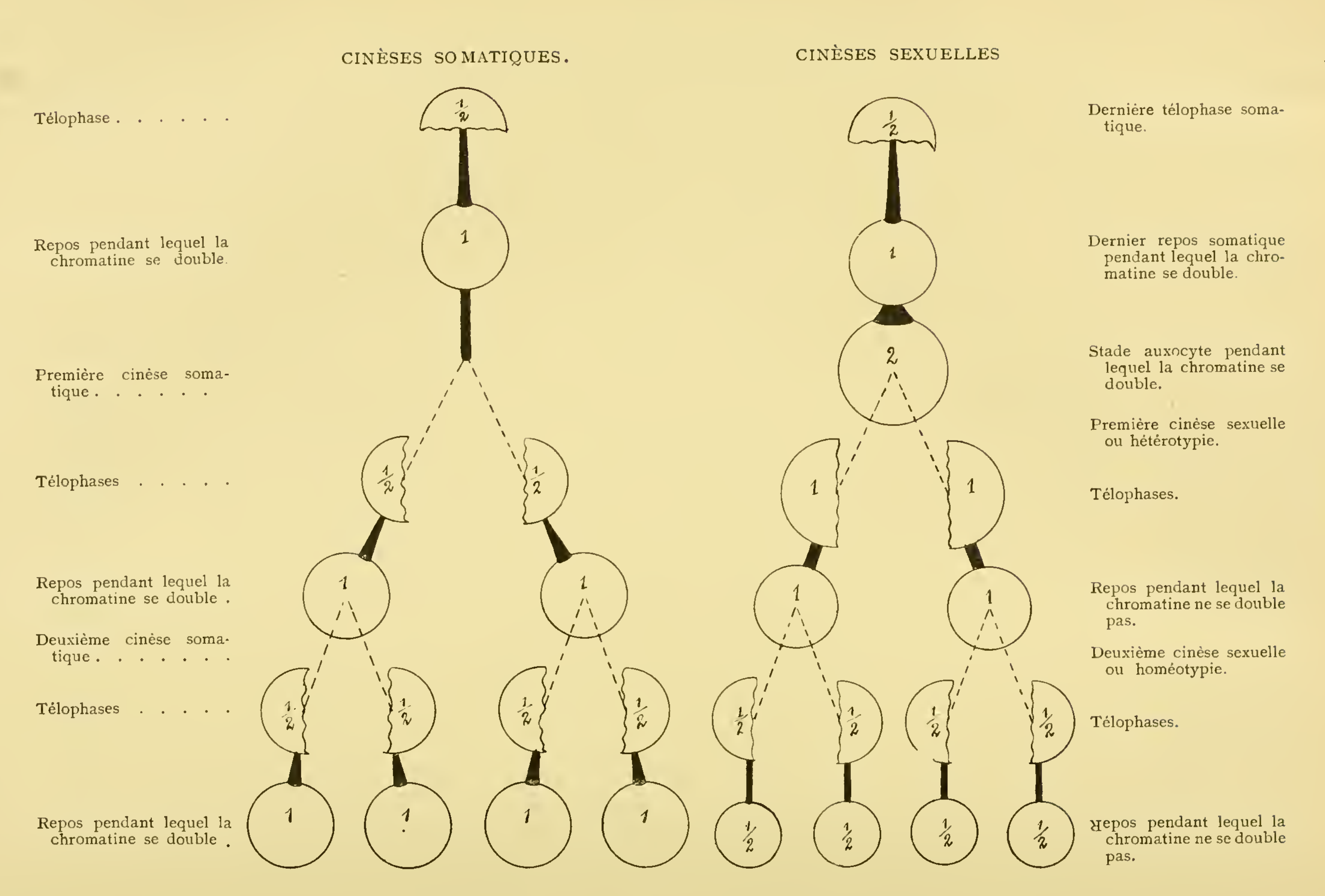
Nous pouvons schématiser les phénomènes de la façon suivante. Comparons ce qui se passe dans deux cinèses somatiques successives avec ce qui se passe pendant les cinèses de maturation. Nous supposons que le volume de l'élément chromatique est 1 à l'état de repos. Dans ces deux schémas, p. 406, nous avons donné aux noyaux les dimensions moyennes prises à la chambre claire Abbé, au niveau de la table de travail, avec l'objectif apochromatique 2 mm. et l'oculaire compensé 6 (voir les schémas à la p. 406) [2].

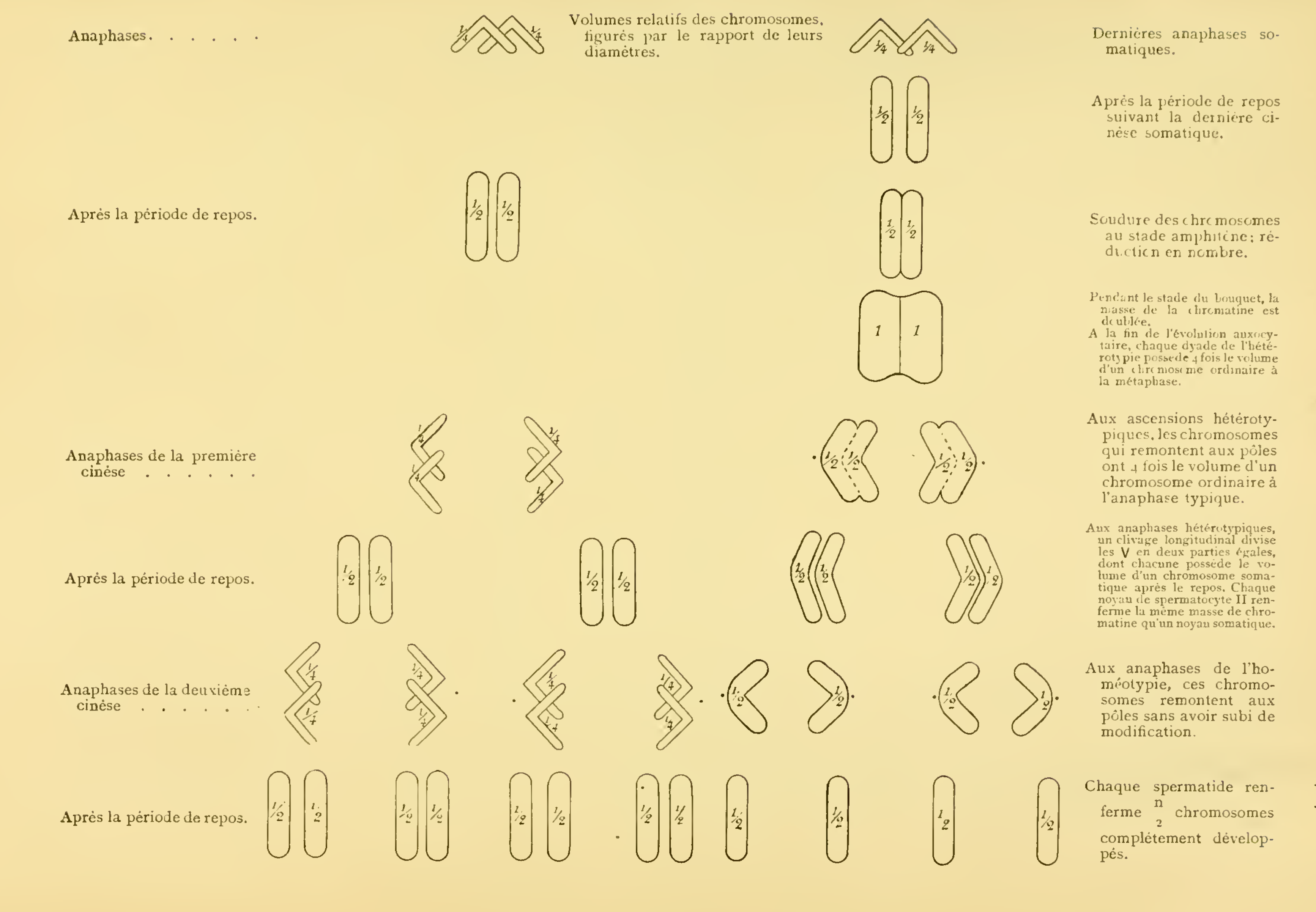
Tâchons actuellement de préciser encore mieux les questions et de déterminer à laquelle des cinèses sexuelles répond l'accroissement auxocytaire. Supposons qu'une cellule *somatique* de *Batracoseps* ne renferme que deux bâtonnets, $n = 2$. Le volume total de l'élément chromatique *à l'équateur* d'une cinèse ordinaire étant 1, chaque chromosome aura 1/2 du volume. Aux anaphases de cette cinèse, chaque bâtonnet aura 1/4 du volume de l'élément chromatique total, les deux bâtonnets ensemble en auront 1/2. Pendant le repos, il y aura des phénomènes d'accroissement qui feront en sorte qu'à la métaphase suivante chacun des bâtonnets aura repris son volume normal, c'est-à-dire 1/2 du volume total de la figure équatoriale.

Appliquons ces données à ce qui se passe pendant toute la période de maturation (voir les schémas à la p. 407).

[1] On verra plus bas, p. 407, quelle est la signification exacte de cette égalité de volume entre le noyau somatique et celui des spermatocytes II.

[2] Ces figures ont été réduites dans la relation de 3 : 2.


CINÈSES SOMATIQUES.
CINÈSES SEXUELLES
Télophase . . . . . .
Repos pendant lequel la chromatine se double.
Première cinèse somatique . . . . . .
Télophases . . . . .
Repos pendant lequel la chromatine se double .
Deuxième cinèse somatique . . . .
Télophases . . . . .
Repos pendant lequel la chromatine se double .
Dernière télophase somatique.
Dernier repos somatique pendant lequel la chromatine se double.
Stade auxocyte pendant lequel la chromatine se double.
Première cinèse sexuelle ou hétérotypie.
Télophases.
Repos pendant lequel la chromatine ne se double pas.
Deuxième cinèse sexuelle ou homéotypie.
Télophases.
Repos pendant lequel la chromatine ne se double pas.


CINÈSE SOMATIQUE.
CINÈSE SEXUELLE.
Anaphases. . . . . .
Volumes relatifs des chromosomes, figurés par le rapport de leurs diamètres.
Dernières anaphases somatiques.
Après la période de repos suivant la dernière cinèse somatique.
Après la période de repos.
Soudure des chromosomes au stade amphitène; réduction en nombre.
Pendant le stade du bouquet, la masse de la chromatine est doublée.
A la fin de l'évolution auxocytaire, chaque dyade de l'hétérotypie possède 4 fois le volume d'un chromosome ordinaire à la métaphase.
Anaphases de la première cinèse . . . .
Aux ascensions hétérotypiques, les chromosomes qui remontent aux pôles ont 4 fois le volume d'un chromosome ordinaire à l'anaphase typique.
Après la période de repos.
Aux anaphases hétérotypiques, un clivage longitudinal divise les V en deux parties égales, dont chacune possède le volume d'un chromosome somatique après le repos. Chaque noyau de spermatocyte II renferme la même masse de chromatine qu'un noyau somatique.
Anaphases de la deuxième cinèse . . . .
Aux anaphases de l'homéotypie, ces chromosomes remontent aux pôles sans avoir subi de modification.
Après la période de repos.
Chaque spermatide renferme $\frac{n}{2}$ chromosomes complètement développés.

Donc, à la fin de l'évolution auxocytaire, chaque dyade de l'hétérotypie possède 4 fois le volume d'un chromosome ordinaire aux métaphases somatiques. Aux anaphases de l'hétérotypie, il remonte aux pôles le double du volume d'une cinèse normale, c'est-à-dire 1 volume au lieu de 1/2 volume. De plus, chaque bâtonnet qui remonte ainsi a quatre fois le volume d'un bâtonnet anaphasique ordinaire ou deux fois le volume d'un chromosome somatique à l'équateur. Au pôle de l'hétérotypie, ce bâtonnet double se dédouble tout simplement et chacun des bâtonnets remontant au pôle de l'homéotypie a le volume d'un bâtonnet somatique normal *à l'équateur*, c'est-à-dire 1/2 volume. Il ne peut donc plus s'accroître. En d'autres mots, il a déjà subi sa période d'accroissement avant de remonter aux pôles. Il avait d'ailleurs déjà ce volume aux anaphases hétérotypiques. Donc, ce bâtonnet a pris pendant le stade auxocytaire un volume qui ne devrait devenir le sien qu'après le stade de repos suivant l'homéotypie. *S'il n'y a donc plus de stade de repos ici, c'est qu'il s'est produit pendant la période précédant l'hétérotypie.*

Chaque bâtonnet des spermatides a le volume qu'il possède dans un noyau somatique, mais comme il n'y a dans ces noyaux que la moitié des bâtonnets, le noyau lui-même ne possède que la moitié du volume d'un noyau somatique, donc en volume que la moitié de l'élément chromatique d'une cinèse normale. *Ainsi se trouve mis en relation le fait de la réduction en quantité et de la réduction en nombre.*

Ces déductions théoriques étaient écrites quand nous nous sommes demandé s'il n'y aurait pas moyen de les contrôler par des mensurations des chromosomes eux-mêmes. Nous ne nous dissimulions pas le côté délicat de cette entreprise; en effet, il faut prendre les chromosomes à des instants comparables et cela n'est certes pas aisé.

Voici donc quelle est la règle que nous avons suivie. Nous avons mesuré toujours des chromosomes à section circulaire. Dans ce cas se trouvent 1° des chromosomes à peine placés à l'équateur. Nous avons choisi des métaphases dont quelques bâtonnets étaient coupés bien transversalement de manière à nous permettre de prendre connaissance de la figure circulaire de leur section; 2° des chromosomes en pleine ascension polaire, c'est-à-dire déjà entièrement séparés (1).

(1) Nous nous permettons de rappeler ici deux principes de géométrie : 1. les volumes des cylindres $\pi R^2 H$ de même hauteur sont entr'eux comme les carrés de leurs diamètres; 2. des cylindres semblables sont entr'eux comme les cubes de leurs diamètres et les cubes de leurs hauteurs.

Lors des divisions somatiques, les chromosomes qui sont en pleine anaphase ont les mêmes longueurs que ceux qui se trouvent à l'équateur, donc leurs volumes sont entr'eux comme les carrés de leurs diamètres. La théorie de la division cellulaire veut que les deux chromosomes des anaphases résultant du clivage longitudinal d'un chromosome à la métaphase aient chacun la moitié du volume du chromosome non clivé. Voyons si cette théorie se vérifie. La moyenne d'une vingtaine de mensurations de chromosomes à la métaphase [1] donne le chiffre 38.5 comme diamètre moyen. La moyenne d'un même nombre de mensurations de chromosomes aux anaphases donne 27.7. Or, $\frac{38.5^2}{27.7^2} = \frac{1482}{767} = 1.93$. Ce résultat est très approché. Si le chiffre de moyenne des anaphases était 27.2, nous obtiendrions le quotient 2, ce qui correspondrait absolument à la théorie. On remarquera d'ailleurs qu'après chaque division somatique les chromosomes prennent un volume double. On dit que cette augmentation de volume se produit pendant le stade du repos. Nous ne pensons pas cependant qu'on ait jamais fourni la démonstration de ce fait et il est très possible que l'épaississement se produise déjà pendant que les chromosomes remontent aux pôles. — Quoi qu'il en soit de cette dernière question, le chiffre 1.93 est d'une approximation telle que nous pouvons considérer notre méthode comme suffisamment précise.

Appliquons cette méthode à la mensuration des chromosomes hétérotypiques.

Théoriquement, il est probable que les chromosomes se sont développés uniformément suivant toutes leurs dimensions pendant le stade auxocytaire [2] et par conséquent les chromosomes de l'hétérotypie (c'est-à-dire chacun des deux éléments d'une dyade hétérotypique) seront des figures semblables aux chromosomes somatiques ordinaires. Les volumes de ces deux éléments seront donc entr'eux comme les cubes de leurs *diamètres* et les cubes de leurs *longueurs*.

---

(1) Dans les conditions indiquées plus haut. Les mesures ont été prises à l'apochr. 2 mm., ocul. 18, chambre claire ABBÉ, niveau de la table de travail. Les chiffres sont des dizièmes de millimètre.

(2) Il est probable, en effet, que les chromosomes se sont allongés dans les proportions de l'allongement du diamètre du noyau auxocytaire. En effet, les chromosomes en bouquet sont, sur une partie de leur longueur, appliqués contre la membrane du noyau et y décrivent un arc de grand cercle et pour une autre partie de leur longueur ils courent à l'intérieur du noyau parallèlement au diamètre de la sphère nucléaire. Or, quand un grand cercle augmente progressivement de surface, un arc de grand cercle et sa corde s'allongent dans les mêmes proportions que le diamètre du grand cercle.

La moyenne de 36 mensurations de *diamètres* de chacun des éléments d'une dyade hétérotypique lors de la mise au fuseau est 4.89. La moyenne des diamètres des chromosomes somatiques étant 3,85 (p. 409), nous aurons :

$$\frac{4.89^3}{3.85^3} = \frac{1169^3}{5705} = 2,05.$$

On voit que pour les diamètres les mensurations nous donnent un résultat parfait. Pour les longueurs, nous nous sommes adressé aux chromosomes les plus longs de couronnes complètes. Nous avons obtenu dans deux préparations différentes deux moyennes légèrement différentes.

1° Moyenne de la longueur des chromosomes les plus longs de couronnes { hétérotypiques 60. somatiques 45.

$$\frac{60^3}{45^3} = \frac{216}{91} = 2.37.$$

2° Moyenne de la longueur des chromosomes les plus longs de couronnes { hétérotypiques 64. somatiques 50.

$$\frac{64^3}{50^3} = \frac{262}{125} = 2.09.$$

Nous pensons que le lecteur sera frappé des résultats de ces mensurations, comme nous en avons été frappé nous-même quand nous les avons faites. Ces résultats sont tellement concordants avec la théorie que nous avons exposée, que celle-ci en reçoit une confirmation éclatante. Nous pouvons donc conclure sans crainte de nous tromper que *les dyades des prophases des hétérotypies résultent de l'accolement suivant toute leur longueur de deux chromosomes somatiques pleinement développés*, *qui pendant le stade auxocytaire doublent leurs volumes.*

Continuons ces considérations et appliquons-les aux homéotypies. Il y a des raisons théoriques pour croire que les chromosomes homéotypiques garderont la longueur des chromosomes hétérotypiques et que par conséquent les carrés de leurs diamètres seront entr'eux comme 1 : 2. Dès qu'on commence les mensurations, on expérimente immédiatement qu'il n'en est pas ainsi. La moyenne de 22 mensurations d'épaisseur conduit au chiffre 4.26 et *les plus longs* chromosomes d'une série de cinèses ont en moyenne 43 [1]. Nous nous sommes dit qu'il ne restait qu'à calculer les volumes re-

[1] Il est probable que pendant l'étape de repos les chromosomes se sont raccourcis et épaissis, car aux *anaphases hétérotypiques*, où ils sont déjà formés, ils ont la longueur des chromosomes hétérotypiques et comme épaisseur moyenne 3.5 $\frac{(4.89)^2}{(3.5)^2} = \frac{239}{122} = 1\ 96$. La relation serait de 2, si la mensuration nous avait donné 3.46 comme épaisseur moyenne des chromosomes homéotypiques aux anaphases de l'hétérotypie.

latifs d'un des éléments d'une des dyades les plus longues et d'un des plus longs chromosomes d'une métaphase homéotypique.

Voici les éléments de ces calculs :

hétérotypie, diamètre moyen, $D = 4.89$
longueur moyenne des plus longs chromosomes, $H = 64$

homéotypie, diamètre moyen, $D' = 4.26$
longueur moyenne des plus longs chromosomes, $H' = 43$

$$\frac{\Pi R^2 H}{\Pi R'^2 H'} = \frac{R^2 H}{R'^2 H'} = \frac{4R^2 H}{4R'^2 H'} = \frac{D^2 H}{D'^2 H'} = \frac{(4.89)^2 \times 64}{(4.26)^2 \times 43} = \frac{153}{78} = 1.96.$$

La relation de volume serait exactement 2, si la mensuration nous avait donné pour la longueur moyenne des plus longs chromosomes homéotypiques le chiffre 42.5 au lieu de 43. On ne peut exiger davantage.

Ce résultat constitue un contrôle de notre méthode et prouve aussi indirectement que les chromosomes des spermatides, tout en possédant des proportions différentes des chromosomes somatiques, possèdent cependant le même volume que ces derniers.

Les déductions théoriques de nos mensurations de noyaux se trouvent donc pleinement vérifiées par nos mensurations faites sur les chromosomes eux-mêmes.

Scolie.

Il y a la même relation entre le volume des chromosomes en cinèse et le volume des noyaux à l'état de repos. Ce scolie donne de la probabilité à la théorie que nous exposons dans le paragraphe suivant et qui dit que dans le noyau tous les chromosomes se touchent.

Cette étude de mensuration nous mène à cette *autre conclusion*, que les cinèses hétérotypiques sont composées de deux parties : 1° une cinèse ordinaire dont les divers stades sont complétement brouillés, et 2° un phénomène de réduction dans le nombre des bâtonnets. Nous arrivons ainsi, indépendamment de Grégoire (04), identiquement à la même conclusion à laquelle il est arrivé lui-même par une voie différente de la nôtre et indépendamment de nous.

Nous disions que les phénomènes de la cinèse homéotypique sont absolument bouleversés. Mettons en regard les divers phénomènes qui se passent pendant l'évolution de maturation.

CINÈSE HOMÉOTYPIQUE.	PHÉNOMÈNE DE RÉDUCTION.
Télophases.	
Repos avec accroissement *précédant* l'homéotypie.	
Stade leptotène.	
Spirème de l'homéotypie.	
Stade amphitène.	
	Association de deux chromosomes suivant toute leur longueur.
Auxocyte.	
Accroissement qui devrait se faire pendant le repos *suivant* l'homéotypie.	
Anaphase hétérotypique.	
Clivage des chromosomes de volume double ayant déjà subi leur épaississement. Ce phénomène de clivage devrait se produire à la métaphase homéotypique.	Réduction du nombre des chromosomes aux anaphases par une figure cinétique achromatique.
Métaphase homéotypique.	
Au point de vue achromatique, métaphase ordinaire. Au point de vue de la chromatine, séparation de chromosomes parfaits ayant déjà subi l'accroissement qui ne se produirait dans une cinèse ordinaire qu'après les télophases de cette cinèse.	

Résumé.

On peut exprimer les lois que nous venons de mettre en évidence de la manière suivante.

1° La masse des chromosomes ne se double qu'une fois pendant toute la période de maturation et cela pendant le stade auxocytaire.

2° Il n'y a pas d'accroissement en quantité pendant les deux stades de repos qui suivent chacune des figures de maturation.

3° Chacune des dyades qu'on trouve aux métaphases de l'hétérotypie équivaut en volume à 4 chromosomes des métaphases somatiques.

4° Chacun des chromosomes anaphasiques de cette même figure équivaut en volume à 2 chromosomes d'une métaphase somatique.

5° Chaque chromosome qui remonte au pôle dans l'homéotypie répond en volume à un chromosome d'une métaphase somatique.

6° Il n'y a qu'une cinèse proprement dite parmi les figures sexuelles, c'est la cinèse homéotypique. a) Son stade spirème répond à l'auxospirème et au bouquet grêle des auxocytes. b) L'augmentation en volume qui se fait dans une cinèse ordinaire après les télophases a lieu ici avant la métaphase pendant le stade auxocytaire. c) Le phénomène de clivage et de séparation des chromosomes-filles, qui devrait se produire pendant la métaphase homéotypique, se produit pendant ou peu après la métaphase hétérotypique. d) L'anaphase homéotypique ne fait que porter aux pôles des bâtonnets déjà longtemps séparés et ayant déjà depuis le stade du bouquet le volume qu'ils ne devraient normalement acquérir qu'après les télophases de cette figure.

Voilà autant de conclusions indubitables pour le *Batracoseps*. Nous croyons qu'elles se vérifieront pour toutes les cinèses de maturation.

§ 2. Quelques données sur la structure des chromosomes dans les auxocytes.

Nous ne désirons pas offrir ici au lecteur une théorie sur la structure des chromosomes, mais présenter quelques observations que nous croyons de nature à éclaircir tant soit peu cette question très obscure.

Nous avons déjà fait observer dans notre travail en collaboration avec Dumez (03) que les chromosomes du *Batracoseps* semblent plus épais que ne le ferait croire la partie colorée en noir, p. 428. Nous revenons à cette question.

La FIG. 47 a été faite d'après une partie nucléaire avoisinant la membrane du noyau. On peut y reconnaître très nettement que le chromosome est intensément vacuolisé. GRÉGOIRE & WYGAERTS (03) ainsi que KOWALSKI (04) ont attiré particulièrement l'attention ces derniers temps sur ces phénomènes de vacuolisation des chromosomes dans des noyaux au repos. L'un des chromosomes, figurés en la FIG. 47, longe la membrane sur une assez forte longueur et il est possible de l'étudier un peu mieux que les autres. Il passe à travers un morceau de chromoplaste (ou il le renferme en lui). Il est très facile de voir sur la figure que le chromosome ne se limite pas à la partie franchement colorée en noir. Cette dernière ne constitue que son axe, mais il s'étend lui-même assez loin de droite et de gauche de cette ligne. De plus, il semble terminé par une membrane nettement apparente ici. Nous prions le lecteur de bien vouloir croire que notre figure n'a été nullement schématisée. Le chromosome supérieur gauche de cette même figure est très démonstratif aussi à ce point de vue. Il semble d'après cela que le chromosome du bouquet soit un boudin très large, qui dans son axe porte une partie plus dense et plus chromatique.

Il s'en faut que les figures soient toujours semblables à la FIG. 47. Le noyau sur lequel elle est prise se trouvait au centre de la coupe. Vers la périphérie de la coupe, la fixation a été beaucoup plus puissante. Bien souvent alors, l'axe central se dessine plus nettement. Ceci est surtout le cas pour le strepsinema, FIG. 54. On trouve toutes les apparences intermédiaires entre ces figures extrêmes. On remarquera que l'axe chromosomial peut être interrompu. Nous croyons que ce cas se présentera quand une vacuole s'est produite dans l'axe lui-même.

Nous nous sommes demandé si dans la profondeur des noyaux une structure analogue peut s'observer. Nous sommes le premier à dire qu'il n'en est pas toujours ainsi. Mais très souvent on retrouve autour de la partie chromatique des chromosomes une partie très vacuolisée, et pour cette cause probablement peu colorée, qui s'étend de tous côtés autour de cet axe et est limitée par une membrane souvent assez nettement indiquée, FIG. 42, au milieu à droite, 43, en bas, 44, au milieu, 45, 46. Il en est de même au stade du strepsinema, FIG. 50, 53.

Nous avons remarqué que souvent l'épaisseur du chromosome, quand on prend comme chromosome l'ensemble de la partie axiale et des parties non ou peu chromatiques, correspond assez bien à l'épaisseur du chromosome achevé prêt à se mettre au fuseau : comparez les FIG. 50, 53 et 64;

les chromosomes achevés seraient plutôt un peu moins épais que les chromosomes du strepsinema.

Nous ne disons rien de la nature de ces membranes limitantes, parce que nous ne pouvons rien en savoir. Nous ferons cependant remarquer qu'une substance demi-fluide non terminée par une limite anatomique prendrait une figure sphérique et ne pourrait pas conserver si régulièrement sa forme cylindrique à travers tous les phénomènes de la cinèse et du repos, comme nous l'ont indiqué nos mensurations du paragraphe précédent.

Les chromosomes se touchent-ils tous dans le bouquet et le strepsinema? Cela nous semble probable, surtout parce que dans le bouquet tous les axes des chromosomes sont sensiblement équidistants. Ce fait est très remarquable et doit bien avoir une explication. Celle que nous fournissons comme provisoire nous paraît reposer sur des données positives non équivoques.

§ 3. La sphère à travers l'évolution de l'auxocyte.

Nous ne voulons encore une fois présenter ici que quelques remarques discrètes. Ce qui nous engage à dire un mot à propos d'une question aussi délicate que celle de la sphère, de l'idiosome, des corpuscules centraux et en général de la figure achromatique, c'est l'existence incontestable de la relation qui existe entre toutes ces productions et l'élément chromatique pendant toute l'évolution de l'auxocyte. Cette relation a été bien souvent soupçonnée. Tous les auteurs qui ont figuré le stade du bouquet le représentent orienté vers la sphère. SCHOENFELD (01), p. 50, attribue la formation du synapsis et la rétraction de la masse synaptique vers la sphère à l'action des diplocentres. A. & K. E. SCHREINER (04) trouvent aussi que les filaments minces formés pendant les premières phases du synapsis sont orientés vers la sphère sous l'influence régulatrice de cette dernière ou mieux des centrioles, p. 574. Ni l'un ni l'autre de ces auteurs ne trouvent cependant de relations directes entre l'élément chromatique et les éléments achromatiques pendant ce stade. D'HOLLANDER (04) représente des noyaux où les filaments fins sortant du synapsis prennent la direction de la sphère.

Nous avons insisté dans plusieurs travaux antérieurs sur cette orientation. Nous pensons qu'elle se produit sous l'influence de la figure achromatique.

Nous ne pensons pas que, pendant tout le stade auxocyte, le protoplasme entourant le noyau du spermatocyte rentre au repos. Pendant toute l'évolution, il est possible sur des préparations particulièrement bien fixées de voir dans le protoplasme de la cellule une infinité de filaments rayonnants.

A certains moments, l'orientation a comme centre deux corpuscules plus ou moins bien limités et qui sont, à n'en point douter, les centrosomes ou centrioles des auteurs. Le plus souvent, ces corpuscules se trouvent au centre de la sphère, qui, dans ces cas, est assez régulière, FIG. **12**, **14**, PL. III, et **60**, **61**, PL. VII. Ils peuvent cependant aussi se trouver à l'extérieur de la sphère et dans ces cas ils sont ordinairement entourés d'un espace clair analogue à une auréole. Ils forment alors une sorte d'idiosome, FIG. **58**, **59***I* (?), **64** de la PL. VII.

Mais très souvent aussi, l'orientation est beaucoup moins régulière et les divers rayons n'aboutissent nullement à deux corpuscules plus ou moins nettement limités, FIG. **15**, **62**, PL. VII, **63**, PL. VII. On peut dire que ce dernier cas se présente surtout à deux moments importants de l'évolution auxocytaire pendant le stade amphitène et vers la fin du stade du bouquet orienté.

Le plus souvent en même temps la sphère elle-même est disloquée et méconnaissable, FIG. **15**, **36**, **42**, à trois profondeurs différentes, **62**, PL. VII, **63**, PL. VII. MEVES avait déjà décrit ce fait dans la salamandre, et EISEN parle des déformations de la sphère dans le *Batracoseps*.

Dans toutes les préparations qui permettent d'observer l'organisation rayonnante du protoplasme, on voit que les rayons sont en relation avec les filaments chromatiques du noyau. Il y a donc des raisons sérieuses pour croire que l'orientation de l'élément nucléinien est sous la dépendance des rayons du protoplasme et que les bâtonnets ne perdent à aucun moment leur contact avec la figure achromatique.

A la fin du stade leptotène et au commencement de la soudure des filaments chromosomiaux pendant le stade amphitène, on observe dans le protoplasme une double orientation et dans le noyau une orientation double analogue, FIG. **15**. Ce fait nous avait déjà frappé autrefois dans les tritons. Il s'impose lors d'une observation minutieuse du *Batracoseps*. Il arrive souvent que cette double orientation se produit vers deux centres du protoplasme de la même cellule. Il en est ainsi dans les FIG. **58** et **59**, PL. VII,

où l'une de ces orientations semble avoir l'idiosome comme centre, FIG. 59*I*, PL. VII, et l'autre les morceaux de la sphère, FIG. 59*II*, PL. VII. D'autres fois, cette orientation semble se faire vers des points qui se trouveraient dans des cellules voisines.

Enfin, les filaments chromatiques, en s'approchant de la sphère, se contournent plus ou moins en hélice. On peut quelque peu se rendre compte de ce fait par la FIG. 15, qui reproduit un grand nombre des filaments chromatiques qui, à diverses profondeurs, s'approchent du pôle proximal du noyau.

Quand on regarde un noyau semblable du côté du chromoplaste vers la sphère et qu'on fait jouer la vis du microscope de manière à s'approcher graduellement de cette dernière, on remarque que tous les filaments décrivent une courbe hélicoïdale droite [1] en s'approchant du pôle proximal.

Nous ne sommes pas parvenu à établir des relations entre tous ces aspects et nous en sommes réduit à faire des hypothèses pour les expliquer. Nous attendons des renseignements plus complets pour exprimer ces dernières. Nous continuons nos études sur cet objet.

Résumé.

Nous pouvons considérer comme établi :

1° qu'il existe une relation entre l'appareil cinétique filamenteux et rayonnant qu'on observe pendant toute l'évolution dans le protoplasme des auxocytes et les chromosomes de leurs noyaux;

2° que les centres cinétiques y affectent des formes très variables : tantôt ce sont des corpuscules centraux plus ou moins nets, et à d'autres stades on n'observe rien de semblable; tantôt on trouve de belles sphères bien régulières, et à d'autres stades ces productions paraissent détruites et on n'en trouve que des débris plus ou moins informes.

Louvain, le 18 mars 1905.

---

[1] Dans le sens du mouvement des aiguilles d'une montre.

LITTÉRATURE.

1904 *Allen* : Botanical Gazette, Bd 37.

1904 (1 février) *Berghs, Jules* : La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. I. Depuis le spirème jusqu'aux chromosomes mûrs; La Cellule, t. XXI, 1r fasc.

1904 (20 juin) » : La formation des chromosomes hétérotypiques. II. Depuis la sporogonie jusqu'au spirème définitif; La Cellule, t. XXI, 2d fasc.

1897 *Bolles Lee, A.* : Les cinèses spermatogénétiques chez l'*Helix pomatia*; La Cellule, t. XIII.

1904 *Boveri, Th.* : Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Iena, G. Fischer.

1905 *Bretland, J., Farmer & Moore, J. E. S.* : On the maiotic phace (Reduction divisions) in animals and plants; Quat. Journ. of micr. Sc., vol. 48, IV.

1901 *Bromann,* : Ueber die gesetzmässige Bewegungs- und Wachsthumserscheinungen (Taxis und Tropisformen) der Spermatiden, ihre Centralkörper, Idiosomen und Kerne; Arch f. micr. Anat., Bd 59.

1904 (30 juin) *D'Hollander* : Recherches sur l'oogénèse et le noyau vitellin de Balbiani chez les oiseaux; Arch. d'Anatomie microscopique, t. VII, fasc. 1.

1900 *Eisen, G.* : The spermatogenesis of *Batracoseps*; Journal of Morphology, v. XVII.

1903 *Grégoire, V., & Wygaerts, A.* : La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques; La Cellule, t. XXI.

1904 (5 mai) *Grégoire, V.* : La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation; La Cellule, t. XXI, fasc. 2.

1901 (20 juin) *Janssens, F. A.* : La spermatogénèse chez les tritons; La Cellule, t. XIX, fasc. 1.

1903 (15 avril) *Janssens, F. A., & Dumez, R.* : L'élément nucléinien pendant les cinèses de maturation des spermatocytes chez *Batracoseps attenuatus* et *Pletodon cinereus*; La Cellule, t. XX, 2d fasc.

1904 *Kowalski, J.* : Reconstitution du noyau et formation des chromosomes dans les cinèses somatiques de la larve de Salamandre; La Cellule, t. XXI.

1904 (23. Juli) *Maréchal, J.* : Ueber die morphologische Entwickelung der Chromosomen im Keimbläschen des Selachiereies; Anat. Anz, Bd XXV, N. 16.

1865 *Mendel, Gregor* : Versuche über Pflanzenhybriden; Verhandl. der Naturf. Ver. in Brünn, Bd IV. Herausgegeben von E. Tschermak. Leipzig, Engelmann, 1901.

1904 *Montgomery, Thos. H. (Jr.)* : Some observations and considerations upon the maturation phenomena of the germ cells; Biological Bulletin, vol. VI.

1895 *Moore* : On the structural changes in the reproductive cells during the spermatogenesis of Elasmobranchs; Quat. Journ. of Micr. Sc., vol. 38.

1905 *Rosenberg* : Botaniska Notiser, 1,a.

1896 *Sargant* : The formation of the sexual nuclei in Lilium martagon. I. Oögenesis; An of Bot., vol. X.

1897 » : Idem. II. Spermatogenesis; ibidem, vol. XI.

1901 *Schœnfeld* : La spermatogénèse chez le taureau et chez les mammifères en général; Arch. de Biol., t. XVIII.

1904 (avril) (déposé le 21 février) *Schreiner, A., & K. E.* : Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren; Anat. Anzeiger, Bd XXIV, N. 22.

1904 (Juillet) » : Ueber die Entwickelung der männlichen Geschlechtszellen von *Myxine glutinosa*; Arch. de Biol., t. XXI.

1900 *von Winiwarter* : Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des mammifères; Arch. de Biol., t 17.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Les Planches I et II comprennent des photogrammes obtenus comme il est indiqué à la page 381.

PLANCHE I.

PHOTOGR. **1**. Stade de l'auxospirème : on y remarque déjà une tendance à l'orientation des filaments vers la sphère.

PHOTOGR. **2**. Stade du bouquet grêle. Ici l'orientation est évidente. Les chromoplastes apparaissent plus nettement que dans 1.

PHOTOGR. **3**. Stade du bouquet amphitène.

PHOTOGR. **4**. Bouquet pachytène orienté. A gauche, deux derniers noyaux amphitènes. Dans tous les noyaux, on trouve encore des filaments grêles.

PHOTOGR. **5**. Idem, orientation plus parfaite.

PHOTOGR. **6**. Idem.

PHOTOGR. **7**. Idem. Dans certains noyaux, on observe déjà un déplacement des anses par rapport à la sphère.

PHOTOGR. **8**. Idem. La déviation est plus accentuée.

PHOTOGR. **9**. Stade du bouquet pachytène transverse.

PHOTOGR. **10**. Idem

PHOTOGR. **11**. Idem.

PHOTOGR. **12**. Idem.

PHOTOGR. **13**. Prostrepsinema.

PHOTOGR. **14**. Idem.

PHOTOGR. **15***a*. Strepsinema.

PLANCHE II.

Les photogrammes portant les lettres a et b sont pris au même niveau du testicule.

PHOTOGR. **15***b*. Strepsinema.

PHOTOGR. **16**. Strepsinema et tension nucléaire.

PHOTOGR. **17***a*. Strepsinema avancé et tension nucléaire.

PHOTOGR. **17***b*. Tension nucléaire et stades ultérieurs. Au haut, deux anses relachées encore bien orientées. En bas, une mise au fuseau.

PHOTOGR. **18***a*. Relâchement des anses. On retrouve la forme et l'orientation des anses du bouquet, mais elles sont doubles.

PHOTOGR. **18***b*. Tension nucléaire et relâchement. Même remarque que pour *a*.

PHOTOGR. **19**. Relâchement et mise au fuseau.

PHOTOGR. **20**. Bouquet d'après une préparation épaisse.

PHOTOGR. **1**, **2**, **3**. Synapsis. D'après un testicule insuffisamment fixé à la solution de CARNOY, vers le milieu de la préparation. Stade correspondant aux PHOTOGR. **1**, **2**, **3** de la PL. I.

Les Planches III, IV, V, VI ont été lithographiées d'après nos dessins. Nous avons fait cet essai pour obtenir le moëlleux du crayon qui reproduit mieux la nature à ces grossissements. L'essai est satisfaisant.

Sauf indication contraire, les figures ont été prises à l'apochromatique 2 *mm.* 1,30 *ou* 1,40 *de* ZEISS, *oculaire* 18, *à la chambre claire d'*ABBÉ *au niveau de la table de travail. Le grossissement est aux environs de* 3000 *diamètres. Pour les appareils d'éclairage employés, voyez* JANSSENS *et* DUMEZ (03).

PLANCHE III.

FIG. **1**, **2**, **3**, **4**. Télophases des dernières cinèses spermatogoniales.

FIG. **5**, **6**, **7**. Télophases les plus avancées de ces cinèses.

FIG. **8**, **9**, **10**, **11**. Stade du repos suivant les dernières cinèses spermatogoniales correspondant au stade deutobroque de VON WINIWARTER (00).

FIG. **12**, **13**. Stade auxospirème.

FIG. **14**, **15**. Stade du bouquet grêle (FIG. **14** prise à l'apochr. 1,5, O. N. 1,30 de KORISTKA, ocul. 12, grossissement à peu près le même).

FIG. **16**, **17**. Chromoplastes vus du pôle distal au stade leptotène.

FIG. **18**, **19**. Chromoplastes vus du pôle distal au stade amphitène.

PLANCHE IV.

Filaments pris dans des noyaux au stade amphitène.

FIG. **20**, **21**, **22**, **23** en bas. Stades les plus jeunes.

FIG. **33**. Filament amphitène en relation avec un chromoplaste.

FIG. **36**. Une cellule entière au stade amphitène.

Une croix × indique la place du pôle proximal dans les FIG. **24**, **37** et **38**.

PLANCHE V.

FIG. **40.** Chromoplaste en anneau au stade amphitène.

FIG. **41.** (Apochr. 1,5 mm., O. N. 1,30, KORISTKA, ocul. 12.) Chromoplaste au stade amphitène.

FIG. **42.** Cellule au stade du bouquet orienté (préparation peu décolorée). Le noyau à droite aurait dû être dessiné retourné de 90°, les extrémités des anses pachytènes vers les trois figures de gauche qui représentent les diverses parties de la sphère à 3 niveaux différents. Les lignes pleines donnent les limites des morceaux de la sphère du niveau inférieur

FIG **43.** Stade du bouquet pachytène moyennement décoloré. Chromoplaste allongé en boudin dans la profondeur du noyau.

FIG. **44.** Même stade, préparation très décolorée, noyau des environs du bord de la préparation (fixation très bonne). On voit des filaments pachytènes traverser les chromoplastes à quatre places différentes, une fois dans le plan du dessin, trois fois perpendiculairement à ce plan.

FIG **45**. Même stade, préparation surcolorée.

FIG. **46.** Même stade.

FIG. **47.** Chromosomes pachytènes à la surface d'un noyau très peu décoloré. Préparation très bien fixée.

FIG. **48** I, II. Deux figures d'un même noyau à deux niveaux différents. Stade du prostrepsinema.

FIG. **49, 50.** Prostrepsinema.

FIG. **51.** Prostrepsinema. Chromoplaste très compliqué en relation avec 12 moitiés d'anses chromosomiales subissant le clivage longitudinal (figurées schématiquement), dont 10 sont bien visibles sur la figure, un (en bas) est indiqué et le 12me (non figuré) s'attache au tubercule moyen du chromoplaste.

PLANCHE VI.

FIG. **52**. Strepsinema.

FIG. **53.** Strepsinema Quatre anses chromosomiales accolées à la membrane nucléaire entrent dans les restes du chromoplaste, s'incurvent et s'approchent du pôle proximal dans la profondeur du noyau (quatre bandes estompées).

FIG. **54.** Paires strepsinématiques à la surface de 2 noyaux : I tout au bord d'une préparation (fixation trop puissante), II un peu plus profondément.

FIG. **55.** Calotte d'un noyau en strepsinema très avancé. Trois anses strepsinématiques confluent en un endroit où l'on trouve les derniers restes du chromoplaste. Elles continuent toutes les trois leur chemin en s'enfonçant dans le noyau (bandes doubles plus pâles de droite et de gauche au-dessus et bande double estompée au milieu et en dessous du chromoplaste).

L'anse qui aboutit à l'endroit où se trouve : FIG. **55**, a été coupée en partie par

le rasoir. Cette figure précède immédiatement le stade de tension, FIG. **56**. Quand les anses strepsinématiques sortent de ce stade, FIG. **60**, leurs éléments n'ont pas une épaisseur beaucoup plus forte et leur figure et leur orientation sont sensiblement conservées.

FIG. **56**. Coupe équatoriale d'un noyau au stade de la tension nucléaire. Les dyades sont tendues dans la cavité nucléaire. Celles qui ne longent pas la membrane se trouvent très rapprochées par cette tension. On y distingue cependant encore parfaitement les deux éléments du strepsinema. Cette tension produit au centre du noyau un nœud en partie inextricable, mais dont les éléments deviennent évidents aux stades suivants, FIG. **60**. Nous ne pensons pas que ce nœud (improprement nommé second synapsis) se forme à la place occupée par le chromoplaste.

FIG. **57**. Apochr. 2 mm. 1,30, ocul. 8. Fin du stade de tension. Les anses se dégagent déjà nettement. On voit qu'elles ont conservé leur forme et leur orientation.

Les FIG. **57, 58, 59, 61, 62, 63, 65** *ont été ajoutées à une échelle plus petite pour montrer l'identité de forme et d'orientation entre les anses du bouquet, les anses doubles du strepsinema qui entrent dans le stade de tension nucléaire, et celles que l'on observe après ce stade et dont les figures précitées sont des exemples. Il ne se produit donc pas pendant ce stade un repliement avec accolement, et le rapprochement entre les dyades est temporaire et de courte durée (vu le petit nombre de noyaux au stade de tension).*

FIG. **58**. Apochr. 2 mm., ocul. 8. Stade du relâchement un peu plus avancé. On voit, en haut et à gauche, le tout dernier reste du chromoplaste, qui relie encore deux anses à leur courbure. En bas et à gauche, on observe l'endroit occupé par le nœud de tension.

FIG. **59**. Apochr. 2 mm., ocul. 8. Quelques anses d'un stade peu postérieur au précédent. Les bouts des anses sont tournés vers le spectateur.

FIG. **60**. Coupe équatoriale d'un noyau en relâchement. L'endroit occupé par le nœud de tension se voit nettement au milieu de la figure. Les dyades qui longent la membrane nucléaire ont été en général coupées 2 fois. On compte beaucoup plus de 12 couples, ce qui prouve qu'on a ici à faire à des anses, dont la courbure se trouve dans la coupe supérieure et les bouts libres dans la coupe inférieure (des 3 coupes faites dans ce noyau).

FIG. **61**. Apochr. 2 mm., ocul. 8. Fin du stade du relâchement et commencement du stade de la mise au fuseau.

Remarquez la forme d'anse des dyades et leur orientation. La sphère se trouve à droite et en bas de la figure.

FIG. **62**. Apochr. 2 mm., ocul. 8. *b*, une anse dans un cyste au stade de la mise au fuseau; *a*, une anse dans un cyste au stade du strepsinema avancé. Ces deux figures se trouvaient séparées seulement par les parois des cystes. *a* précède le stade de tension (2e synapsis), *b* le suit. Les deux formes sont identiques et les deux moitiés des dyades ont indubitablement la même signification.

FIG. **63**. Apochr. 2 mm., ocul. 8. Stade de la mise au fuseau vu du côté du bout libre des anses.

FIG. **64**. Apochr. 1,5 mm., ocul. 12, Koristka. Stade de la mise au fuseau, vue latérale. On remarquera l'existence de trabécules qui réunissent les divers éléments du noyau : les diverses parties d'une même dyade ainsi que les diverses anses entr'elles. Ces ligaments plaident en faveur de la formation de ces diverses parties dans la position qu'elles occupent à ce stade très avancé.

FIG. **65**. Apochr. 2 mm., ocul 8. Les anses sont groupées autour du fuseau qu'on voit en coupe transversale et équatoriale.

PLANCHE VII.

Les FIG. **58** *à* **64** *renferment des données sur la figure achromatique.*

FIG. **58**. Apochr. 2 mm 1,40, ocul. 12. Stade de l'auxospirème.

FIG. **59**. Apoch. 2 mm. 1,40, ocul. 12. Stade du bouquet grêle. La sphère est rarement aussi régulière à ce stade. La ligne nette et continue en I figure le contour de la sphère en II.

FIG. **60**. Apochr. 2 mm. 1,40, ocul. 12. Sphère au stade du bouquet amphitène.

FIG. **61**. Apochr. 2 mm. 1,40, ocul. 12. Strepsinema.

FIG. **62**. Apochr. 2 mm. 1,40, ocul. 12 Stade du bouquet orienté. On remarque les filaments achromatiques en contact avec les chromosomes et les restes du fuseau. Absence de centrioles bien nets.

FIG. **63**. Idem.

FIG. **64**. Apochr. 2 mm., ocul. 6. Strepsinema. Trois cellules réunies par les restes des fuseaux (une quatrième cellule se trouve dans un plan plus profond). Les centrioles géminés ne se trouvent pas dans les sphères.

FIG. **65**. Apochr. 2 mm., ocul. 6. Stade deutobroque.

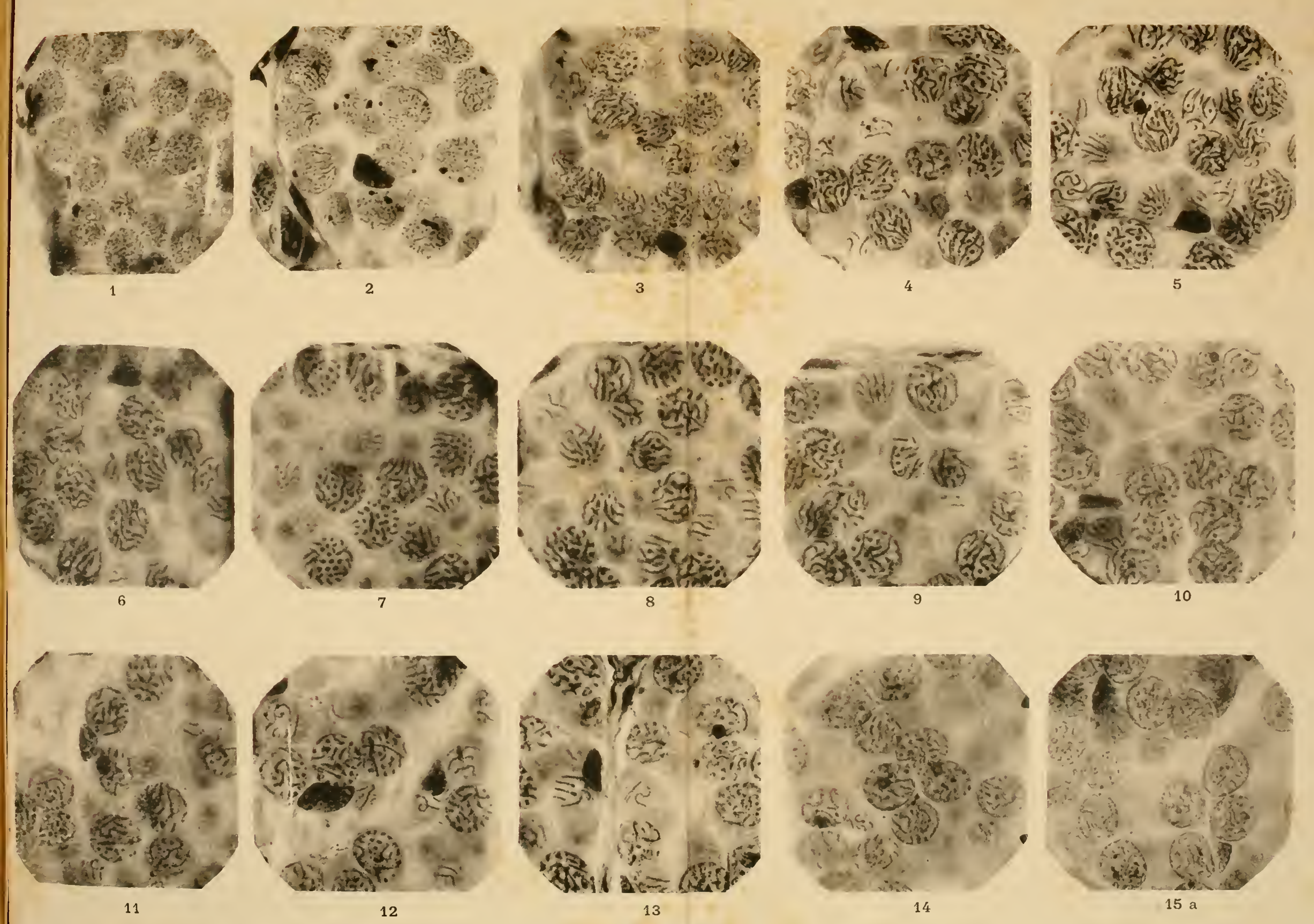
FIG. **66**. Idem.

FIG. **67**. Apochr. 2 mm., ocul. 6. Commencement de l'auxospirème.

FIG. **68**. Apochr. 2 mm., ocul. 6. Commencement du bouquet grêle.

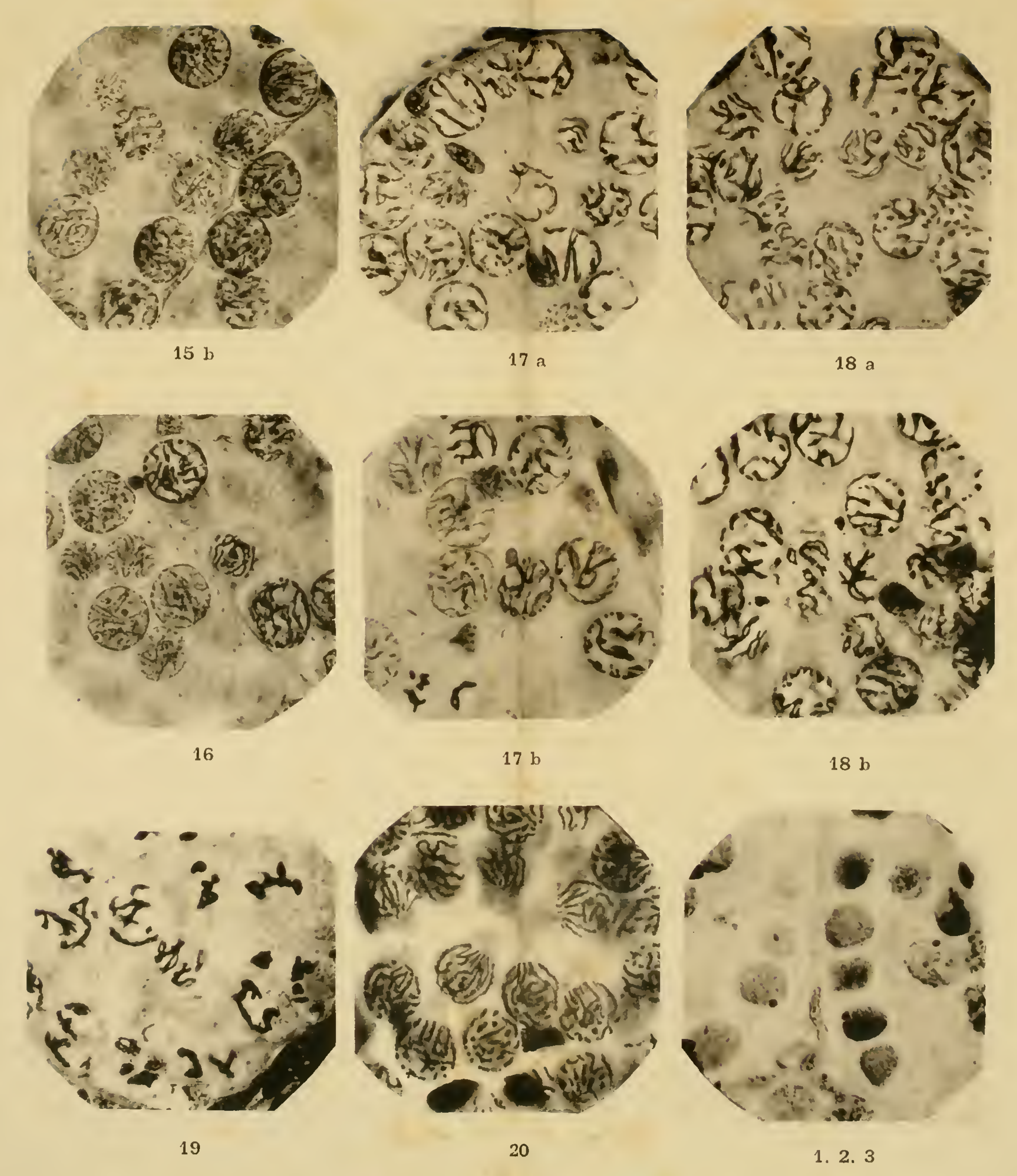
FIG. **69, 70, 71**. Dimensions relatives approximatives des chromosomes à l'équateur : **69** d'une cinèse somatique, **70** d'une hétérotypie, **71** d'une homéotypie.

TABLES DES MATIÈRES.



Phot.

BELLOTTI Photocoll.



15 b 17 a 18 a

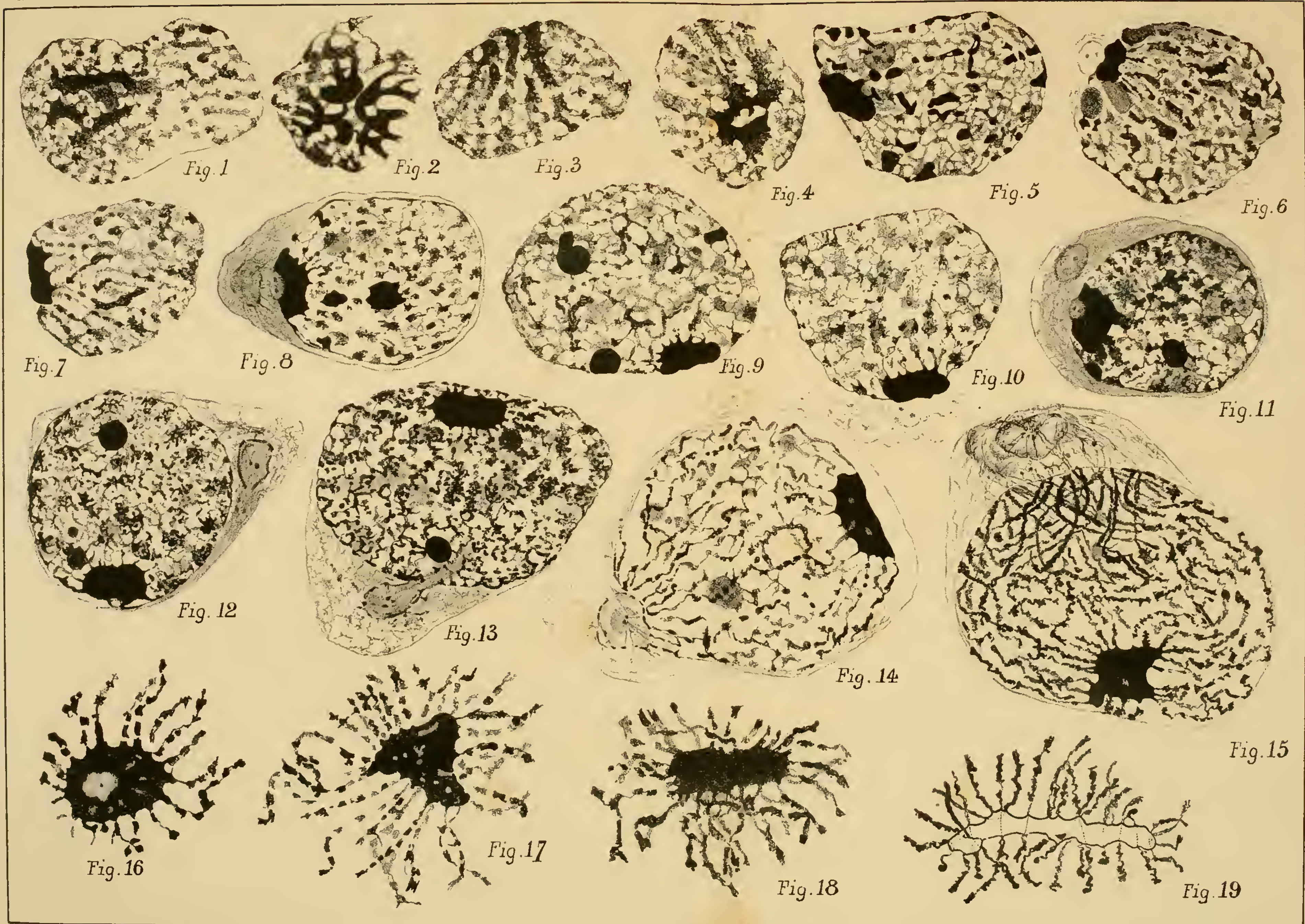
16 17 b 18 b

19 20 1. 2. 3

F. A. Janssens Phot.

Bellotti Photocoll.

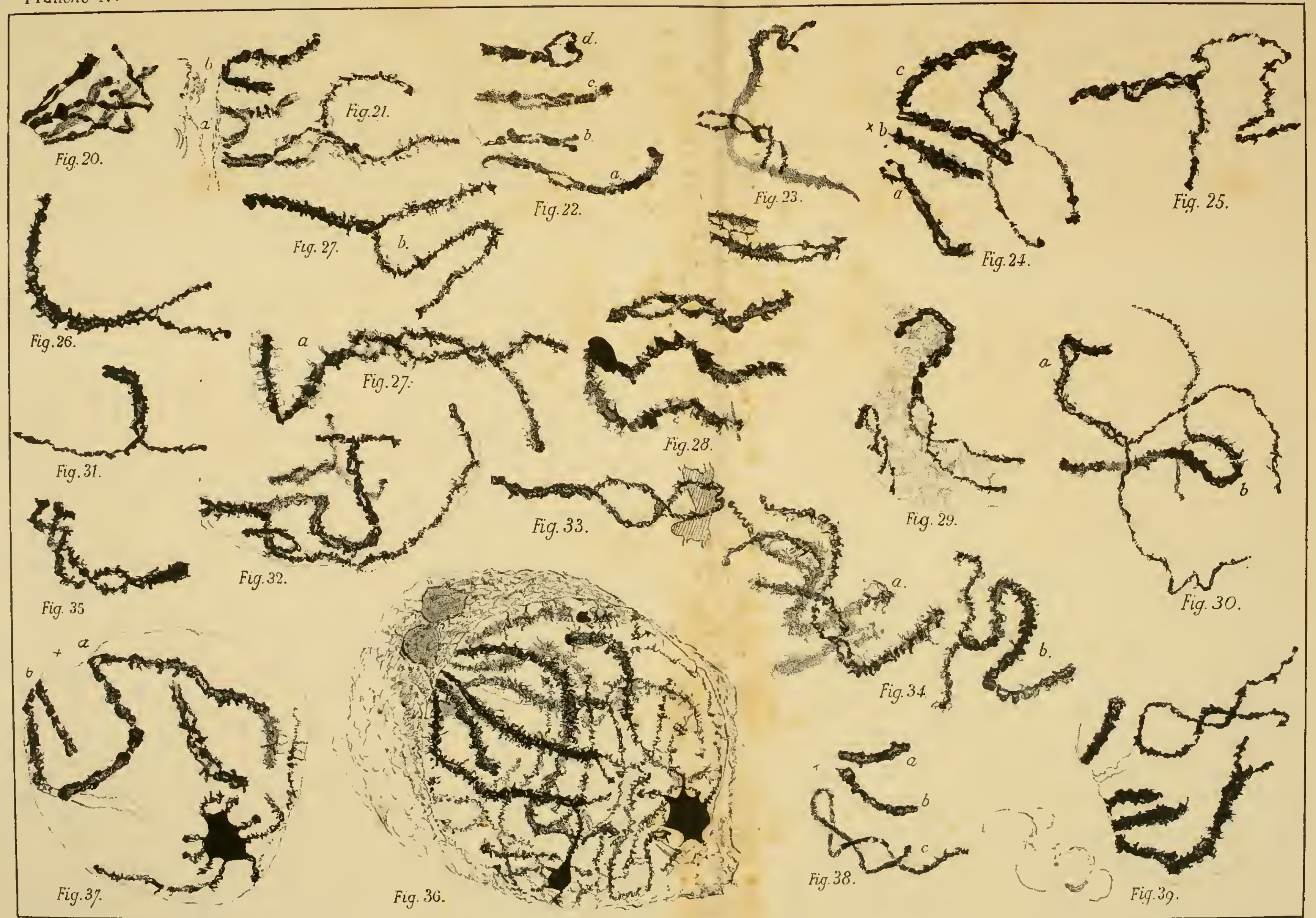
Planche III



Fr A. Janssens, ad nat. del.

Lith: Giele, Lovanii.

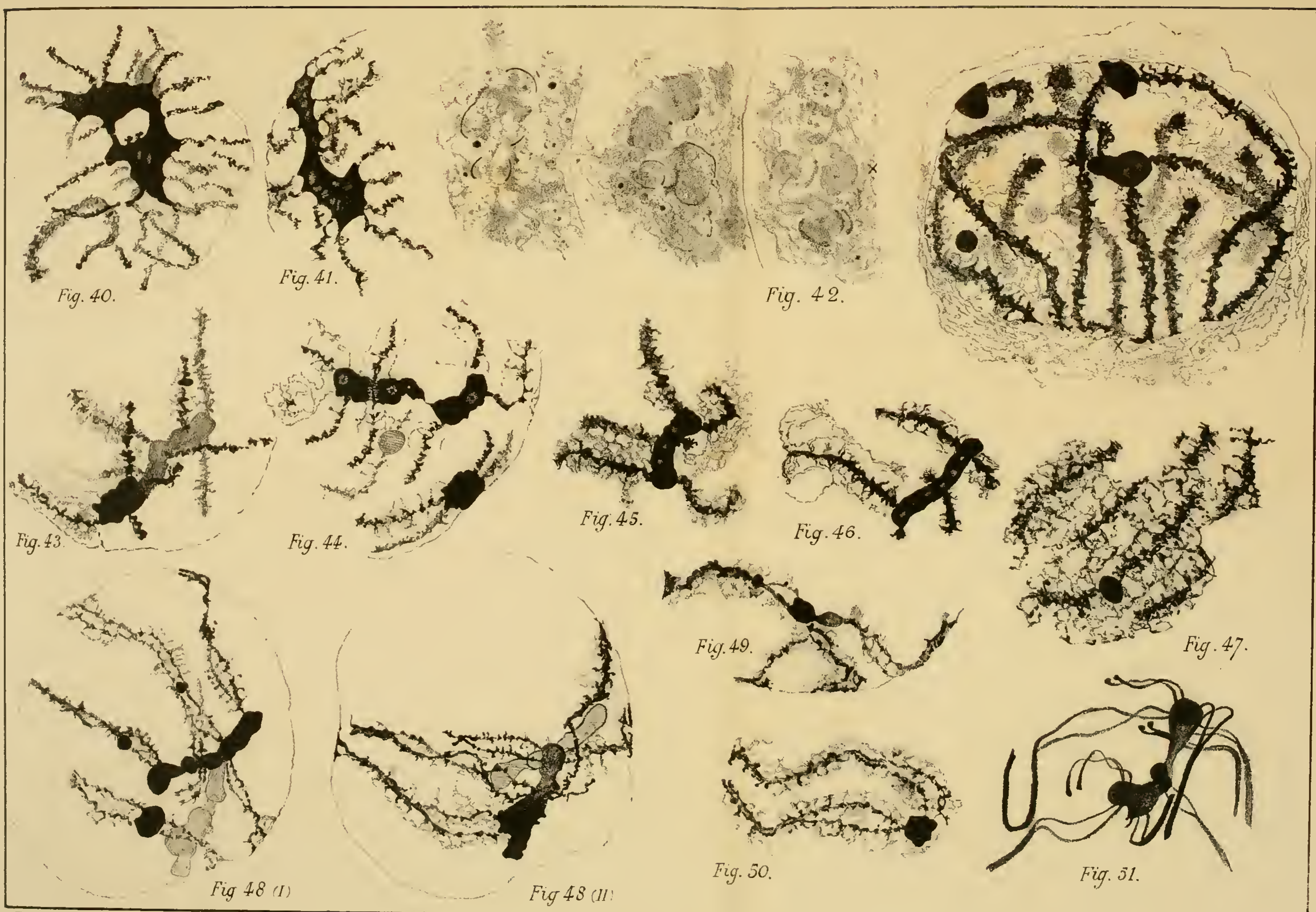
Planche IV.



Fr. A. Janssens ad. nat. del.

Lith. Giele. Louvain

Planche V



Fr. A. Janssens ad nat. del



Fr. A. Janssens. ad nat. del

Lith: Giele, Lovanii



F. Janssens ad nat delin

Concerning the secretion of ferments by the liver cells

and some of the changes observable in them during digestion

BY

E. WACE CARLIER, M. D., F. R. S. E., ETC.,
PROFESSOR OF PHYSIOLOGY IN THE UNIVERSITY OF BIRMINGHAM.

(Memoir received 1. August 1905.)

CONCERNING THE SECRETION OF FERMENTS BY THE LIVER CELLS

and some of the changes observable in them during digestion

It is well known that the bile contains several ferments that have a digestive value, the most important of these, as pointed out by PAWLOW (1), is a ferment which acts upon those of the pancreatic juice greatly increasing their efficacy and which, moreover, is present in the bile in considerable amount. This ferment can only be derived directly from the liver cells, and therefore, signs of its manufacture should be demonstrable in cells by ordinary histological methods.

In a previous paper I (2) described the changes occurring in the fundus glands of the Newt's stomach consequent upon the production by them of the ferments of the gastric juice, and similar changes can be seen to occur in the fundus glands of mammals during secretory activity. I concluded, therefore, that in the present case it would be advisable to study the liver of some mammal whose diet was not very different from that of man himself. Undoubtedly the ape, or even the monkey, would have furnished the best material, but I was constrained by the number of animals required and the prohibitive price at which monkeys are sold in this country to seek some animal that could be easily and cheaply obtained at all times. I there-

(2) CARLIER : *Changes that occur in some cells of the Newt's stomach during digestion;* La Cellule, t. XVI, and Proc. Roy. Soc. Edin., vol. XXII.

(1) PAWLOW : *The work of the digestive glands.* Translation. London, 1902.

fore selected the white rat as the most suitable for the purpose, because it is an omnivorous feeder and can be quickly bred in confinement. Unfortunately the rat is a secretive animal, rarely eating at once the whole of the food supplied to it, preferring to put aside a certain portion to be consumed at leisure. I therefore set about to determine how much food a hungry animal would eat at once without reserving any. After a few trials I succeeded in determining to a nicety, for body weight of animal, what quantity of each kind of food required in the experiment sufficed for a full meal without leaving any over, by which means alone uniform results could be hoped for. All the animals were kept under exactly similar conditions for a time and, only full grown male rats used, to eliminate, as far as possible, any fallacy that might be introduced by differences of previous feeding and sexual function.

Preparation of the tissues.

The animal was killed with coal gas, its thorax immediately opened to expose the heart, the apex of which was removed and a cannula filled with normal saline at the body temperature passed through the opening and securely tied in the aorta. From this cannula, which was connected with a vessel containing warm normal saline raised three feet above the level of the operating table, fluid was allowed to flow through the vessels until it escaped from the heart in a clear stream. The vessel was next filled with a fixing solution [picrocorrosive formalin, MANN ([1])] warmed to body temperature, and about half a litre passed through the animal. This fixative was selected from many that were tried, both for immersion and injection, as giving the most uniform results. When the animal had become cold the liver was dissected out, cut up into small pieces, placed in 50 % alcohol and taken up the alcohol series into chloroform and thence into paraffin in the usual way. The sections were cut of uniform thickness on the rocking microtome set to four teeth of the toothed wheel, floated out on warm water, mounted on albuminised slides and dried. In all cases a controll section from the liver of a fasting rat was placed on each slide and the staining so carried out that the controll section was stained to exactly the same tint throughout the series.

Various staining methods were used, most useful amongst which were

([1]) For description of methods used see MANN, G. : *Physiological Histology*. Oxford, 1902.

MANN's methyl blue eosine (long method), MANN's toluidin blue eosine, MAC ALLUM's method for unmasking albuminoid iron and M. HEIDENHAIN's iron alum haematoxylin method for photographic purposes. The sections were cleared in inspissated turpentine and mounted in turpentine balsam. The examination was carried out with LEITZ 1/12 oil immersion objective and No. 12 compensating eyepiece.

First series of experiments in with the animals were fed on a mixed diet containing proteids, fats and carbohydrates, i. e. bread and milk.

Thirteen adult male white rats of approximately the same weight and age were kept each in a separate cage in the same room and fed on a mixed diet for three weeks, to create a digestive habit. At the end of that time they were made to fast for 24 hours; twelve were now fed with a full meal, as previously calculated, of the same mixed diet, and the thirteenth killed fasting as a control. Of the fed rats one was killed at the end of every hour until the whole had been sacrificed.

Appearances presented by the liver cells of the fasting rat, FIG. 1.

In the rat, GLISSON's capsule is reduced to a minimum. Nevertheless, with a little care, it is possible to determine accurately the boundaries of the lobules. For this purpose methyl blue is very helpful, as it stains all connective tissues intensely blue. During fasting the envelope of the liver cell is distinctly visible, and the cytoplasm fills it completely in an uniform manner, i. e. there is no vacuolation present in the cells except in a few cases where a somewhat clear space immediately surrounding the nucleus may be observed. Contained in the cytoplasm is an apparently structureless material arranged in clumps, more abundant in some cells than in others, though present to some extent in all. It is best seen in specimens stained with toluidin blue eosine, in which it assumes a deep red colour, whilst the cytoplasm, amongst which it lies, is reddish grey, and with HEIDENHAIN's haematoxylin it stains deep black. What the nature of this material may be I can at present only surmise. It is not glycogen because (a) it is abundant after a long fast, and (b) because it gives none of the reactions characteristic of that substance; neither is it due to the action of any particular fixative, for it is present in specimens prepared from the liver of all the

animals used in determining the most reliable fixing agent, and they were many. Nor it is peculiar to the rat, as it occurs in the livers of many of the smaller domestic animals, and apparently also in that of man.

Many cells also contain numerous fine, highly refractile particles of a greenish grey colour, situated mostly between the nucleus and the bile capillary, but occasionally scattered throughout the cytoplasm. They have not been observed within the nucleus. These particles vary considerably in size, but are always minute; they appear similar to those recorded by me (1) in the liver of the hedgehog during hibernation, and well known to exist in this gland in the amphibia and hibernating reptiles during their periods of torpor.

The cytoplasm contains no fat.

The nucleus, of which there may be two, is rounded or oval in shape, plump, rather poor in chromatin when compared with the nuclei of some gland cells; it stains deeply and is distributed partly under the capsule in small irregular karyosomes and partly upon the nucleoli in the form of crescentic masses.

The linin network is very fine and difficult to recognise.

The nucleoli, which are often multiple, are of moderate size, do not stain bright red with eosine, and occupy various positions in the nucleus, not unfrequently they lie close to the nuclear envelope and may occasionally be seen causing it to bulge somewhat as if in process of passing through. The extrusion of nucleoli is, however, not at all a conspicuous feature of cells of the fasting animal, and it is not at any time accompanied by expulsion of the chromatin that may have been adherent to them whilst centrally placed.

The liver cells immediately bordering on the portal tracts are much smaller than those in the remainder of the lobule, being only about half as big, FIG. 2 et 3; they are usually uni-nucleated and characterised by a denser and closer arrangement of the cytoplasm, which causes them to stain somewhat more deeply than the others; they contain some structureless material, but no refractile granules as far as my observations go.

The capillaries between the liver cells are not dilated and the stellate cells, which are an inconspicuous feature in the liver of these animals, offer no peculiarities for comment.

(1) CARLIER : *Contributions to the histology of the hedgehog;* Journ. Anat. and Physiol, v. 27.

Appearances presented by the liver cells 1 hour after feeding.

The cell walls are distinct, the cells well filled without much vacuolation and the structureless material, which does not stain so vividly as in the fasting animal, is abundant, though arranged in smaller masses. The highly refractile granules have entirely disappeared, and, as they do not again make their appearance throughout the whole series of experiments, will not again be alluded to.

The nuclei are swollen, pale looking and either contain very little chromatin, or this has been so altered that it no longer stains vividly with methyl blue but exhibits a pale slate colour instead. The nucleoli, therefore, appear more prominent, though they have scarcely increased in size and are almost invariably situated just under the nuclear membrane, or are in process of passing through it, or even lying in the cytoplasm beyond it. The presence of an iron and phosphorous holding substance situated in the cytoplasm, in the immediate vicinity of, and derived from, the nucleus is easily revealed by Mc Allums method. The capillaries are not enlarged and the stellate cells exhibit no change.

Appearances presented by the liver cells 2 hours after feeding.

The cell outlines are distinct, though pale and somewhat irregular, the cytoplasm is mostly aggregated round the margins and about the nucleus, leaving the greater part of the cell body clear, i. e. there is much vacuolation, which in some cells is carried to an extraordinary degree; the structureless material is abundant, vividly coloured, and situated, not in the vacuoles, but in the cytoplasm, which also stains more deeply with eosine than previously, having a reddish rather than a greyish tint.

The nuclei are shrunken, pale and almost devoid of chromatin, though a few in the outer zone of the lobules are swollen and becoming clouded; the nucleoli are few in number and much prezymogen can be revealed around the nuclei by appropriate methods. The capillaries are dilated.

Appearances presented by the liver cells 3 hours after feeding.

The cells are no longer shrunken but swollen to some extent with distinct outlines, and contain fewer and smaller vacuoles, but the structureless material is less abundant, more diffuse, and less vividly stained than in the preceeding preparations.

The nuclei appear still somewhat shrunken, though they stain more deeply and contain nucleoli in increased number. The capillaries are less dilated.

Appearances presented by the liver cells 4 hours after feeding.

The cells whose outlines are distinct and appear neither swollen nor wrinkled, though they exhibit much vacuolation, especially around the nucleus, and contain abundance of structureless material stained of a dull red colour. The nuclei are plump with centrally placed nucleoli and contain as much chromatin as in the resting condition. The capillaries are narrow.

Appearances presented by the liver cells 5 hours after feeding.

In the outer zone of the lobules the cell outlines are somewhat indistinct and irregular, the cytoplasm is not vacuolated to any extent and contains little structureless material. Their nuclei are slightly wrinkled and contain little or no deeply stained chromatin, but the nucleoli are large and often either just under the capsule or in process of migration through it. In the middle and inner zones of the lobules the cells present the same appearances as in the preceeding specimens. The capillaries are dilated.

Appearances presented by the liver cells 6 hours after feeding.

The changes noted in the outer zone of the lobules in the 5 hour specimens have now extended to the middle and inner zones, and, in addition, the cytoplasm is much vacuolated even to almost complete disappearance in some cases; very little structureless material is visible, that present staining of a bright scarlet colour. The nuclei are very pale, often much wrinkled, and the nucleoli are large, migrating or lying in the cytoplasm.

In the outer zone many cells are swollen, clear and filled with glycogen; they resemble in appearance those figured by Afanassiew (1) in the dogs liver after a copious meal of potato. The capillaries in this zone are narrow; elsewhere they are dilated.

(1) Afanassiew : *Ueber anatomische Veränderungen der Leber während vei schiedener Thätigkeitszustände;* Archiv f. d. ges. Physiol., Bd 30.

Appearances presented by the liver cells 7 hours after feeding.

The cells are very pale but contain somewhat more structureless material; most of the nuclei are pale and wrinkled, but in the outer zone of some lobules they are swollen and present that clouded appearance which I have elsewhere shown to be the first stage in nuclear repair of chromatin; nuclei in this condition are not numerous, but, where present, occur in groups of several together. The capillaries are dilated.

Appearances presented by the liver cells 8 hours after feeding.

In these preparations the appearances presented by the cells resemble closely those of the 7th hour; but a few more nuclei in the outer zone of all the lobules exhibit clouding.

Appearances presented by the liver cells 9 hours after feeding.

Much glycogen is present in the cells; but the cytoplasm has still a washed out look and contains some dusky vermillion stained structureless material. In the middle and inner zones many of the nuclei are still wrinkled, but in the outer zone all the nuclei are swollen and clouded, as are some of those along the outer border of the middle zone. The capillaries are slightly dilated.

Appearances presented by the liver cells 10 hours after feeding.

These specimens closely resemble those of the 9th hour, but more nuclei of the middle zone are swollen and clouded.

Appearances presented by the liver cells 11 hours after feeding.

In the outer zone of the lobules the cells are full of glycogen, but contain little structureless material which however still stains of a scarlet colour, most of the nuclei of these cells are clearing or cleared up and contain many deeply staining karyosomes, they are still somewhat swollen.

In the middle and inner zones, the cells contain progressively less glycogen, their nuclei are all swollen and clouded, but some of those of the middle zone are evidently becoming clearer. The capillaries are narrow.

Appearances presented by the liver cells 12 hours after feeding.

All the cells contain abundance of glycogen, their nuclei have practically all become clear with deeply staining newly formed chromatin. The capillaries are narrow.

From the foregoing one may conclude that the nuclei of the liver cells exhibit two distinct periods of activity during the course of the digestion of an ordinary meal. The first period begins soon after the meal is ingested and long before any of the food has entered the duodenum; the nuclei part with much of their chromatin to form a prezymogen and thereby become exhausted; repair, however, soon sets in and they come to rest between the 3rd and 4th hour. They do not long remain at rest, but are prompted between the 4th and 5th hours to manufacture more prezymogen. This second period of activity lasts longer than the first, the secretory process is more intense, and complete recovery is delayed until the end of the 12th hour. No doubt the prezymogen so formed is converted into zymogen within the cytoplasm, but it never appears in the form of granules so familiar in gastric and pancreatic cells; it must, therefore, leave the cells in a diffuse form and pass into the bile to be stored in the gall bladder until required.

Second series of experiments with a purely proteid diet.

After weighing and segregation the rats employed in this series were fed for a few days on a purely proteid diet to accustom their digestive system to this kind of food. They were then made to fast for 24 hours, given a full meal (by weight) of lean raw beef, killed as before at intervals of one hour and treated as detailed under series No. 1.

Appearances presented by the liver cells 1 hour after feeding.

The cell outlines are indistinct, the perl-grey stained cytoplasm is ground-glass-like in appearance and exhibits numerous small vacuoles with sharp margins. Structureless material appears to be absent from the small cells round the portal tracts and from those at the lobular margins generally; it is present in very small amount elsewhere. Many nuclei are somewhat swollen and contain little chromatin; that present being reduced to small

round deeply staining particles adherent to the linin network; this is an early stage of fatigue.

Others are small with somewhat wrinkled outlines and little chromatin. The nucleoli are large, often quite close to the nuclear envelope, and in one or two cases migration of them into the cytoplasm was observed. The nuclei of the small cells round the portal tracts are all wrinkled. The capillaries are dilated.

Appearances presented by the liver cells 2 hours after feeding, FIG. 4.

The outlines of the cells are somewhat more distinct and irregular in places, the cytoplasm, which appears composed of small spherules, still stains of a perl grey colour, but exhibits a slightly pinker hue than in the previous specimens; some small vacuoles are present here and there but are nowhere conspicuous objets.

The small cells round the portal tracts have dense cytoplasm of a redder tint than that of the other cells, their nuclei are small, rounded and very clouded, showing that they are recovering after exertion; a phenomenon exhibited, likewise, by their cytoplasm. In the lobular cells, the nuclei are large, swollen and clouded in the outer zone, whilst in the middle zone they contain pale staining chromatin in small quantity, and in the inner zone they are as in the preceeding specimens. In this way the lobules are distinctly marked off into three zones, the outer in full repair, the middle with swollen nuclei and slightly vacuolated cytoplasm and the inner with cytoplasm more vacuolated and the nuclei distorted. The structureless material is very scanty, but more abundant in the outer zone cells. The capillaries are dilated.

Appearances presented by the liver cells 3 hours after feeding.

The cell outlines are fairly distinct and not distorted, the cytoplasm is arranged in coarse spherules in all the cells, most closely packed in the small cells lining the portal tracts which stain deeply, less closely packed elsewhere; there are no vacuoles present except in the immediate neighbourhood of the intra-lobular veins. All the nuclei are plump and contain deeply staining karyosomes in normal amount; they appear to be resting. The structureless material is present in fair quantity throughout the lobules, except in the immediate neighbourhood of the portal tracts, where it is found in small amount only. The capillaries are not dilated.

Appearances presented by the liver cells 4 hours after feeding.

The cell outlines are not at all distinct, especially in the outer zone of the lobules, though the cells are well filled with fine ground glass-like cytoplasm; but in the middle zone it is arranged in fine spherules, whilst in the inner zone it consists of coarse spherules; no vacuoles are present in this zone though a few small ones may be detected in the others. The structureless material is similar in amount and distribution to that which obtains in the cells of the 3rd hour specimens. The nuclei of all the cells contain plenty of deeply staining chromatin with nucleoli of increased size. The capillaries are not dilated.

Appearances presented by the liver cells 5 hours after feeding, FIG. 5.

The cell outlines are again indistinct, the finely spherular greyish stained cytoplasm fills the cells with but few vacuoles, which, however, increase in number towards the centre of the lobules. Here and there an irregular shaped nucleus may be seen, but in the majority of cases the nuclei are resting, though a good many nucleoli are in progress of migration. The structureless material is similar in amount and arrangement to that described in the 3rd hour cells. The small cells bordering the portal tracts are very conspicuous and their cytoplasm, which consists of very coarse spherules, stains deeply; their nuclei are very wrinkled, small, deeply stained and clouded to such an extent that the nucleoli are almost invisible. The capillaries are not dilated.

Appearances presented by the liver cells 6 hours after feeding.

The small cells round the portal tracts no longer stain more deeply than the others, though their nuclei are still somewhat clouded; elsewhere the cell outlines are invisible, and the cytoplasm, which consists of small spherules as in the small cells, is greatly vacuolated. Some nuclei are swollen and stain less deeply, others are wrinkled and all contain many nucleoli, some of which are migrating. The structureless material is scanty and diffuse in arrangement, no large clumps being visible. The capillaries are dilated, especially towards the centre of the lobules.

Appearances presented by the liver cells 7 hours after feeding.

The cells bordering on the portal tracts are indistinguishable from the others except by their size, want of vacuolation and the largeness of their

spherules. The cell outlines are much more distinct and the cells swollen especially in the middle and inner zones where there are also many large vacuoles, the cytoplasm is composed of moderately coarse spherules.

Many nuclei are swollen and clouded, they contain few nucleoli of which only one here and there is migrating; the structureless material is rather more abundant than in the previous specimens though still diffuse with slight tendency to run into clumps. The capillaries are slightly dilated.

Appearances presented by the liver cells 8 hours after feeding, FIG. 6.

The cells are well filled with cytoplasm precipitated in very large spherules and containing a few small vacuoles of about the same diameter as the spherules, especially in the small cells bordering the portal tracts which stain of a pinkish grey tint. All the nuclei are swollen, rounded and cloudy, some more than others, the nucleoli are as a rule small, a few large ones in process of migration being, however, present.

The structureless material is again abundant and arranged in large masses. The capillaries are not dilated, or only slightly so. At this hour, therefore, all the cells are in process of repair after zymogen formation. The large size of the cytoplasmic spherules during this and the previous hour is worthy of note, because, though they are artificial products of fixation, their size may be taken as an index of the amount of coagulable material taken up from the blood to assist in both cellular and nuclear repair.

In this series of preparations we are again confronted with the fact that the liver cells have twice been called upon to produce prezymogen. The first secretion is already well on the way by the end of the first hour, recovery from which is fairly advanced by the end of the second hour and completed an hour later; the second, beginning between the 4th and 5th hours is more intense and of longer duration and hardly completely recovered from by the end of the 8th hour. When compared with the second, the first effort is feeble and of short duration.

Another feature in the process well brought out by this series of experiments is the method of working in relays, the outer zone is the first to secrete and the first to recover, closely followed by the middle zone which is succeeded in turn by the innermost zone of the lobules.

These changes must also be accompanied by changes in blood pressure within the liver as the capillaries are widest when repair is beginning, that

is when the cells require to take up nutritive material from the blood to transform the prezymogen into zymogen and for the reconstruction of nuclear chromatin, at other times they are of normal resting calibre or even reduced in diameter when the cells have become swollen with the nutritive material they have absorbed.

Third series of experiments with a purely carbohydrate diet.

The diet consisted of starch paste sweetened with cane sugar. The animals were fed upon this mixture for several days previous to the commencement of the experiments, but never at any time exhibited enthusiasm for their food and only ate sparingly of it. The methods adopted for the preparation of the specimens were identical to those employed in the previous experiments.

Appearances presented by the liver cells 1 hour after feeding, FIG. 7.

The cell outlines are distinct and the cells well filled with a pink staining cytoplasm precipitated in the form of large spherules (largest in the inner zone cells) many of which are of ovoid shape; they stain peculiarly with toluidin blue-eosine mixture, presenting a solid looking dull yellowish body to the margins of which a purplish staining material is adherent in irregular patches. The cells present some vacuolation, but the vacuoles are small and scattered, and the structureless material, which is abundant only in some cells, is diffusely distributed. The nuclei throughout the preparations are swollen and clouded, though those of the small cells round the portal tracts are less so than the others, and the cytoplasm of these cells is much pinker than that of the larger ones. The nucleoli are mostly of small size and show little tendency to migrate; the capillaries are dilated.

Evidently the first secretion of prezymogen is over and has lasted less than an hour, no doubt because the animals demonstrated no keen desire for their food and took little interest in it, though they had been fasting for the previous twenty four hours.

Appearances presented by the liver cells 2 hours after feeding.

The cell outlines are less distinct than in the previous specimens, and the cytoplasm fills the cells almost without vacuolation, it stains of a

greyish colour except in the small cells round the portal tracts, where it is still somewhat red.

The spherules are much smaller in these cells than before, but are still large in the middle and inner zones, though not so large as in the 1 hour specimens. The structureless material is present in considerable quantity and exhibits a tendency to aggregate into clumps. The nuclei of the small cells have quite recovered and contain a considerable amount of deeply stained chromatin. Those of the middle and inner zones are still clouded and swollen, but not to the same extent. The nucleoli are large, less deeply stained and often in process of migration into the cytoplasm. The blood vessels have regained their normal size.

Appearances presented by the liver cells 3 hours after feeding, FIG. 8.

The cell outlines are distinct, the cytoplasm, which consists of medium sized spherules not very closely packed together, presents a slight pinkish tint, contains scattered vacuoles and structureless material aggregated into masses in considerable quantity. The nuclei of all the cells are clear with deeply stained chromatin, the nucleoli are large and migrating in considerable numbers· The small cells round the portal tracts differ from the others only in being less vacuolated and in having their spherules more closely crowded together. The capillaries are small.

Under a low magnification the whole lobule presents an uniform appearance.

Appearances presented by the liver cells 4 hours after feeding.

The cell outlines are well marked, the small cells surrounding the portal tracts are very dense looking and stained deeply red, their nuclei are showing signs of wrinkling. The larger cells are diffusely vacuolated and contain less structureless material than in the preceeding specimens, although it is still present in considerable quantity; their spherules are smaller and less closely packed. The nuclei are in a state of rest though a considerable number of large nucleoli are still in process of migration.

Appearances presented by the liver cells 5 hours after feeding.

The cell outlines are indistinct. In the small cells surrounding the portal tracts the spherules are closely packed together and of large size, their nuclei exhibit some clouding and are in an early stage of repair. In

the remaining cells the cytoplasm, which consists of large spherules often of ovoid form but not closely packed together, is diffusely vacuolated, very pale in colour, and contains very little structureless material. On the whole the cells throughout the lobules appear smaller than usual, which, by contrast, makes the capillaries appear larger than they really are. The nuclei are wrinkled, pale and nearly exhausted, a few nucleoli are migrating.

Appearances presented by the liver cells 6 hours after feeding, FIG. 9.

The cell outlines are indistinct and their vacuolated cytoplasmic contents stain of a greyish colour. Glycogen is beginning to appear in the cells of the outer zones, and the structureless material is again becoming more abundant in a diffuse form, the spherules are more closely packed and of large size, especially in the outer zone cells. The nuclei are very irregular, and pale, with large migrating nucleoli, except in the outer zones, where they are swollen and clouded. The capillaries are dilated, except in this zone.

Appearances presented by the liver cells 7 hours after feeding.

The cell outlines are again distinct, and the cytoplasm which is greyish contains more glycogen and is somewhat more vacuolated than previously; the structureless material is increasing in amount and becoming aggregated in the cells of the outer zone, the nuclei of which are only slightly clouded, repair being almost complete. In the middle and inner zones the nuclei are swollen and strongly clouded, especially in the latter; the nucleoli are mostly of moderate size and a few are in process of migration. The small cells bordering the portal tracts are resting, and their nuclei have fully recovered.

The capillaries are not dilated. In all the cells the cytoplasmic spherules are still large, with deeply staining material adhering irregularly to their periphera; they are not closely packed together.

The whole lobule stains homogeneously.

Changes presented by the liver cells 6 hours after feeding.

These preparations resemble the preceeding ones in general appearance, but repair has gone further and is nearly completed.

The cytoplasmic spherules are smaller and more closely packed,

especially in the small cells surrounding the portal tracts. The structureless material is more abundant and arranged in masses.

This series of specimens is chiefly remarkable for the very large size attained by the spherules and their peculiar staining properties which differ from those in other series. They produce the same impression when magnified 1200 diameters as vegetable tissue filled with starch grains does under a magnification of 300.

Why the spherules should be so large throughout this series is difficult to decide; whether or not it has anything to do with the food I am at present unable to determine, but as their characters differ somewhat in each series and are fairly constant for any one series it would seem that the nature of the food has an influence upon them, the more so as in all the experiments the animals were kept to the same diet for some days before the preparations were made, with a view of setting up digestive processes suited to the particular diet administered, as we know that a habit is readily set up in the digestive glands.

This series again shows two distinct periods of secretion, the one slight, of short duration, corresponding to the lack of appetite and interest manifested by the animals for a purely carbohydrate diet, and a second more intense and prolonged, beginning about the fourth hour and practically recovered from by the end of the eighth hour. Starchy food evidently does not call for a secretion of ferments from the liver cells so powerful or so prolonged as either a mixed or a purely proteid diet.

Fourth series of experiments with a diet of pure fat.

For this series, the rats were given a full meal of beef suet after a fast of 24 hours; they had been fed for several days previously on beef suet to accustom them to this kind of food. They appear tolerably fond of fat and eat it willingly enough, though with nothing like the avidity with which they seize upon raw meat.

Appearances presented by the liver cells 1 hour after feeding, FIG. 10.

The cell outlines are just visible and pale in colour, many cells contain large vacuoles, others show, in addition, many small ones, the cyto-

plasm stains of a dirty pinkish yellow-brown, consists of small spherules that are not at all evident but exhibit a dull purple staining; their nuclei are swollen and in many cases clouded, especially in the outer zone, the nucleoli in some of these being very large with paler centres and a few are migrating.

Some of the most vacuolated cells in which the cytoplasm is reduced to a mere network contain, adhering to this network, numerous minute dull red granules which are also present in the vacuoles in little clusters; they evidently consist of precipitated serum albumin as they are to be seen also within the larger blood vessels. The small cells surrounding the portal tracts are denser than those of the lobules and contain structureless material in appreciable amount which the others do not.

The nuclei of these cells are swollen and clouded; the capillaries are dilated.

Appearances presented by the liver cells 2 hours after feeding, FIG. 11.

The cell outlines are indistinct; the cytoplasm, which is denser than in the 1st hour specimens stains of a violet red hue, is full of large vacuoles and contains some structureless material with a tendency to aggregate in masses. The spherules are very small or absent and quite inconspicuous, the nuclei are large, rounded and contain many incipient, intensely staining karyosomes; that is to say, they have nearly recovered from their exertions. The nucleoli may be large and pale centred, but are mostly small and homogeneously stained.

The small cells round the portal tracts are very dense and consist of small spherules closely packed together, they contain a few small vacuoles and their nuclei are resting. The capillaries are not dilated. There is much precipitated albumin throughout the preparations.

Appearances presented by the liver cells 3 hours after feeding.

The cell outlines are indistinct, the cytoplasm is less vacuolated than in the preceeding specimens and its dull purple spherules hardly distinguishable except in the small cells surrounding the portal tracts, where they would appear to have remained unstained; more structureless material is present though it is not abundant and is scattered; there is still a considerable amount of precipitated albumin in the cytoplasmic meshes. The nuclei are of normal size and appearance and are evidently resting, their nucleoli are of moderate size only; the capillaries are not dilated.

Appearances presented by the liver cells 4 hours after feeding.

The cell outlines are very distinct, the cytoplasm is not vacuolated but contains much structureless material, especially near the nuclei where it is clustered into masses; the spherules are numerous though small and stained dull violet, giving a violet hue to the whole cell, which contains very little precipitated albumin. The nuclei are quite at rest and rounded with small nucleoli, the capillaries are small.

The small cells round the portal tracts are very dense with a ground glass-like appearance, they contain many small spherules with dark outlines.

Appearances presented by the liver cells 5 hours after feeding.

The cell outlines are distinct and of a pale grey colour, the cytoplasm is not vacuolated though open in appearance and built up of small spherules that stain homogeneously of a dull purple colour; the structureless material is abundant but diffusely scattered giving a clouded appearance to the cytoplasm.

Under a low magnification the liver appears parti-coloured, being red round the portal tracts and pale lilac elsewhere; in the outer zone, which is so red, the nuclei are somewhat irregular in shape with purplish chromatin under their envelopes and big pale-centred nucleoli, two or more in one nucleus. The transition between the outer and middle zones is somewhat abrupt. In the middle zone the nuclei are swollen, somewhat clouded, with incipient karyosomes; they have undoubtedly almost recovered after secretion, those of the inner zone are swollen and clouded, i. e. they show an early stage of repair, their nucleoli are small and the cells in which they lie vacuolated. The capillaries are considerably dilated.

These preparations are most remarkable for the extraordinary number of large nucleoli present in the outer zone cells, many of which are migrating, and for the fact that somewhere between the 4th and 5th hours there must have been nuclear activity, recovery from which is already well on the way.

Appearances presented by the liver cells 6 hours after feeding, FIG. 12.

The cell outlines are fairly distinct, the cells surrounding some of the smaller portal tracts are stained very red, elsewhere they present a uniform greyish colouration. A few contain large vacuoles, the others present none,

but being made up of larger dull violet-coloured spherules with darker edges have a dense appearance; the structureless material which is arranged either diffusely or in small masses is somewhat less abundant than at the end of the fifth hour. Most of the nuclei are still somewhat swollen, with newly formed karyosomes and large migrating nucleoli and those of the inner zone are a little clouded, having not yet quite recovered from their transient exertions. The capillaries are of moderate size.

The great number of large, pale centered nucleoli in progress of migration into the cytoplasm is again the chief feature exhibited by the cells at this hour, these nucleoli are if anything more numerous and striking than at the fifth hour.

Appearances presented by the liver cells 7 hours after feeding.

The cell outlines are somewhat indistinct, the reddish violet cytoplasm is close in texture, consists of medium sized spherules of a dull violet colour with darker edges, closely packed in the outer zone but less crowded elsewhere, and contains structureless material in abundance, sometimes arranged in masses but more often diffusely scattered. The cells are now resting as are also their nuclei, except in the inner zone where they are still somewhat swollen, though clear and contain newly formed karyosomes; the capillaries are narrow.

Appearances presented by the liver cells 8 hours after feeding.

In this animal digestion from some cause or another seems to have proceeded somewhat more slowly than in the others, the appearances presented tallying with those of the sixth rather than with those of the seventh hour, but in another hour's time the liver would undoubtedly have come to rest.

This series of experiments again shows clearly that the liver is subject, during digestion, to two distinct periods of ferment production; the first not very intense and soon over, the second not more intense than the first and comparatively quickly recovered from. Probably, therefore, a diet of fat does not call for much assistance from the liver ferments for its digestion.

The method in which the cytoplasm is precipitated by the fixative is again characteristic, as is, also, the peculiar dull violet coloration which is

given to the spherules with methyl-blue eosine mixture. Another feature worthy of note is the presence of albumin precipitate within the cell vacuoles during the early stages; this has not been noticed in any of the other series examined.

Fifth series of experiments.

In this series the rats after fasting for 24 hours were allowed to smell pieces of raw meat placed outside their cages, but beyond their reach; they manifested a very lively interest in the proceedings and endeavoured in every way to reach the food; after five minutes the food was removed and one rat prepared, as above detailed, every quarter of an hour.

Any changes presented by the cells must in this case be due to psychic influence alone.

Appearances presented by the liver cells 1/4 hour after smelling food, FIG. 13.

The cell outlines are fairly distinct, the violet stained cytoplasm has an open appearance, consists of medium sized spherules of a faintly purple colour and contains much structureless material in large or small masses. The nuclei are rounded, ovoid, or indented, contain abundance of chromatin and small nucleoli; here and there the chromatin of some nuclei is beginning to stain less vividly. The capillaries are somewhat distended.

Appearances presented by the liver cells 1/2 hour after smelling food.

The cell outlines are not very distinct, the cytoplasm appears less dense, stains less intensely and consists of small spherules that do not stain distinctly but give it a »foam like« or blistered appearance that is very peculiar; there is little structureless material present in the cells and it stains faintly.

The nuclei are swollen and pale, in the outer zone many are irregular in outline and the nucleoli are larger than before.

The small cells round the portal tracts are not more deeply stained than the others but contain somewhat larger spherules closely packed together, and their nuclei are swollen and slightly clouded. The capillaries are rather narrow.

Appearances presented by the liver cells 3/4 hour after smelling food, FIG. 14.

The cell outlines are difficult to distinguish, the cytoplasm is very pale and open, though not distinctly vacuolated; its spherules are not conspicuous and it has lost the peculiar blistered appearance noted in the half hour specimens. The structureless material is abundant in some cells and arranged in big masses, in others it is very scanty or altogether absent.

The nuclei of all the cells are very pale and wrinkled with large nucleoli, many of which are migrating. The small cells surrounding the portal tracts are similar to those of the preceeding specimens, but their nuclei are rather more clouded; the capillaries are rather narrow.

Appearances presented by the liver cells 1 hour after smelling food, FIG. 15.

The cell outlines are not distinguishable, the cytoplasm is very pale, less open, without vacuoles and consists of numerous fairly crowded spherules, which are rather large in those cells the nuclei of which are beginning to cloud, i. e. in the outer zone cells. The nuclei of the cells of the outer zone are swollen, exhibit an early stage of clouding and contain small nucleoli. The cells of the middle and inner zones are in much the same condition as previously; the small cells round the portal tracts are not more deeply stained than the others and their nuclei are beginning to clear. The capillaries are narrow.

Appearances presented by the liver cells 1 1/4 hours after smelling food, FIG. 16.

The cell outlines are again just visible, the cytoplasm is rather more pink in tint than previously and consists of larger spherules less closely packed together; some vacuolation is beginning to occur and the structureless material is in greater amount and clustered. The nuclei are all clouded except those of the small cells surrounding the portal tracts which have become almost cleared up; the capillaries are not dilated.

Appearances presented by the liver cells 1 1/2 hour after smelling food, FIG. 17.

The cell outlines are now distinct, the cytoplasm that consists of smaller spherules is becoming distinctly vacuolated and contains an

abundance of structureless material in large masses. The nuclei of the outer zone cells are still swollen but less clouded, and contain some newly formed karyosomes; in the middle zones the nuclei are clearing up, but are still very clouded in the inner zones. The small cells round the portal tracts are resting; the capillaries are of moderate size.

In this series we have a striking proof that the first period of secretion of ferments by the liver cells during digestion is due entirely to psychic phenomena and corresponds with the « appetite juice » of the peptic glands; it could not have been due to the digestion of any food, as every precaution was taken to prevent such a mishap, and must, therefore, have been entirely brought about by the excitement produced by either the smell or sight of the food or by both; but in the bright light of day the vision of white rats seems very imperfect, they never seize upon food without first thoroughly smelling at it; and therefore I presume that with them appetite secretion is excited solely through the olfactory sense.

Results obtained from the above five series of experiments.

1. The liver cells are called upon twice during the period of digestion to produce ferments for the proper elaboration of the food in the intestines; the amount of ferment produced is considerable and corresponds probably to that described by Pawlow (1) as reinforcing the action of the pancreatic ferments.

How it leaves the liver cells has not yet been ascertained, as beyond its production from the nuclear chromatin as is usual with all digetive ferments nothing has been revealed by the specimens under discussion, unless the structureless material that stains as many zymogens do with eosine is derived from the conversion of the prezymogen into zymogen. This, to my mind, is highly probable because, as we have seen, it is abundant in the fasting condition, diminishes in amount whilst the nuclei are parting with prezymogen and may entirely disappear when they become fatigued, to again make its appearance in the cells, in small quantity at first, but increasing in amount as the cells and their nuclei recover. This is exactly analogous to what occurs in the stomach glands of the newt as previously

(1) Pawlow : Ibid.

pointed out by me ([1]), in which the zymogen is arranged in distinct granules in the cytoplasm, whilst in the rats liver it appears diffused in the form of a mist with condensations here and there, but I do not think that this offers a valid objection to my argument.

In this research I have presumed that the exhaustion and repair of the nuclei with revelation of phosphorous and iron holding material in the cytoplasm as described by Mc Callum and myself in the newt's stomach cells is sufficient evidence of the production of zymogen especially when taken along with the discovery by Pawlow ([2]) of abundance of ferment in the bile.

2. The first secretion of zymogen by the liver cells occurs within fifteen minutes of the commencement of a meal, it is purely psychic in origin and perhaps reflex in character; the afferent nerve would appear to be the olfactory and the efferent is probably the vagus. This secretion varies in intensity and duration with the appetite manifested by the animals, being copious with mixed and proteid diets of which they are very fond, and scanty when fats and carbohydrates are given them. In this respect the liver corresponds exactly with the peptic and salivary glands as described by Pawlow, and it may be that the vagus carries the ferment secretory nerves to it. Perhaps section of all the nerves entering the liver, though it does not effect the output of bile, would prevent the production of ferments by the cells; this unfortunately through no fault of my own, I have not been able to put to the proof.

3. The second period of secretion commences in about an hour after complete recovery from the effects of psychic stimulation, and it is at its height somewhere between the 5th and the 6th hour after feeding. This may also be a reflex phenomenon, but what the afferent channel may be and how exactly it is excited is at present undetermined; the stimulus may arise either from the stomach or from the duodenum. It must however be born in mind that the second stimulus to secretion may be entirely non nervous as in the pancreas which is stimulated to part with its ferments by chemical means as discovered by Baylis and Starling ([3]), perhaps secretin may act on the liver cells as well as on those of the pancreas; to determine

---

([1]) Carlier : Ibid ; La Cellule.

([2]) Pawlow : Ibid.

([3]) Baylis and Starling : *The mechanism of pancreatic secretion;* Proc. Roy. Soc. Lond., 1902; Journ. Anat. and Physiol., 1902.

this point further investigation is necessary and is now being carried out in my laboratory. Possibly psychic secretion may also be due to »secretin«.

4. The amount of the second secretion and the time required to recover from it depend entirely upon the nature of the food; secretory activity is intense and prolonged with diets containing abundance of proteid material, but scanty and of short duration when carbohydrates and fats are administered. We may conclude, therefore, that the liver, like the stomach and pancreas, works to a nicety, only producing the exact amount of digestive ferments required to deal with the kind of food ingested and no more. This seems to be an absolute law of ferment production by the organism, necessitated by the exhaustive process required for the manufacture of such bodies by living animals.

5. Another very interesting point is the fact established by this research that the liver cells work as producers of ferments in relays. Zymogen production is initiated in all cases by the small cells bordering on the portal tracts, it extends to the outer zone of the lobules and thence to the middle and inner zones, the cells surrounding the intra-lobular veins being the last to part with their store of ferment; recovery after exertion follows the same course, the small cells being the first and the cells round the hepatic vessels being the last to completely regain the characteristic appearances observed in resting cells.

6. The vacuolation, often excessive, that occurs in the liver cells immediately after recovery from psychic secretion is very interesting; it is especially marked with fat and mixed diet containing fat; with other foods the vacuoles are very small or absent altogether, therefore it has probably some relation to the ingestion of fat, but what its precise significance may be cannot at present be determined.

Vacuolation, which is always present at a later stage, is chiefly due to the presence of glycogen in the cells, as can be demonstrated by the usual methods adopted for the recognition of that substance.

7. The precipitate produced in the cytoplasm by the fixing reagents used in these experiments varies somewhat in appearance and in staining properties with the nature of the food.

The spherules so produced are largest when repair is in active progress and may be taken as an indication of the amount of material taken up by the cells from the blood, but beyond this, the indications furnished by the preparations are scarcely adequate to serve as a basis for any definite

statement on this subject, yet the differences observed are interesting in themselves and are perhaps worthy of further attention.

8. Some of the changes in the liver cells described by various authors as characteristic of the action of certain poisons and diseases affecting these organs, such as the growth in size of the nucleoli and their extrusion into the cytoplasm, wrinkling of the nuclei and alterations in their staining properties, and vacuolation of the cytoplasm, etc., are in reality merely changes consequent upon functional activity of the cells and owing to the very striking nature of the changes thus produced, it is not at all astonishing, in the absence of any very definite knowledge on the subject, that authors should have been misled into believing that they were in presence of phenomena directly due to their experiments or to disease.

In conclusion I would tender my hearty thanks to my laboratory steward, Mr. C. Lovatt Evans, for the able assistance he has given me both in preparing the specimens for this research and in making the photographs that illustrate this paper.

EXPLANATION OF PLATES.

All the figures are magnified 525 *diam. with the exception of* FIG. **2**.

FIG. **1**. Liver cells after a fast of 24 hours. The nuclei are clear whilst the cytoplasm containes abundance of zymogen and in the neighbourhood of the bile capillaries many refractile granules.

FIG. **2**. Portal tracts showing the small cells at the periphery of the lobule. × 70.

FIG. **3**. A part of the same more highly magnified. The density of the cytoplasm of the small cells as compared with that of the others is well brought out.

FIG. **4**. 2 hours after feeding on lean beef. The nuclei show a certain amount of clouding.

FIG. **5**. 5 hours after feeding on lean beef. The liver cells show considerable vacuolation.

FIG. **6**. 8 hours after feeding on lean beef. The nuclei are very clouded. Zymogen arranged in large masses is present in the cells

FIG. **7**. 1 hour after feeding on starch paste. The nuclei show considerable clouding. The precipitation of the cytoplasm in the form of spherules is well brought out.

FIG. **8**. 3 hours after feeding on starch paste. The nuclei are beginning to become clear and the cytoplasm is filled with masses of zymogen.

FIG. **9**. 6 hours after feeding on starch paste. The nuclei are becoming clouded for the second time. The cytoplasm contains many large spherules. Here and there a trace of zymogen can also be seen

FIG. **10.** 1 hour after a meal of fat. The vacuolation of the cytoplasm is very marked as is also the deep clouding of the nuclei.

FIG. **11.** 2 hours after a meal of fat. The nuclei have become clear. Vacuolation of the cytoplasm is very considerable.

FIG. **12.** 6 hours after a meal of fat. The nuclei are swollen and somewha clouded. Vacuoles small and scattered.

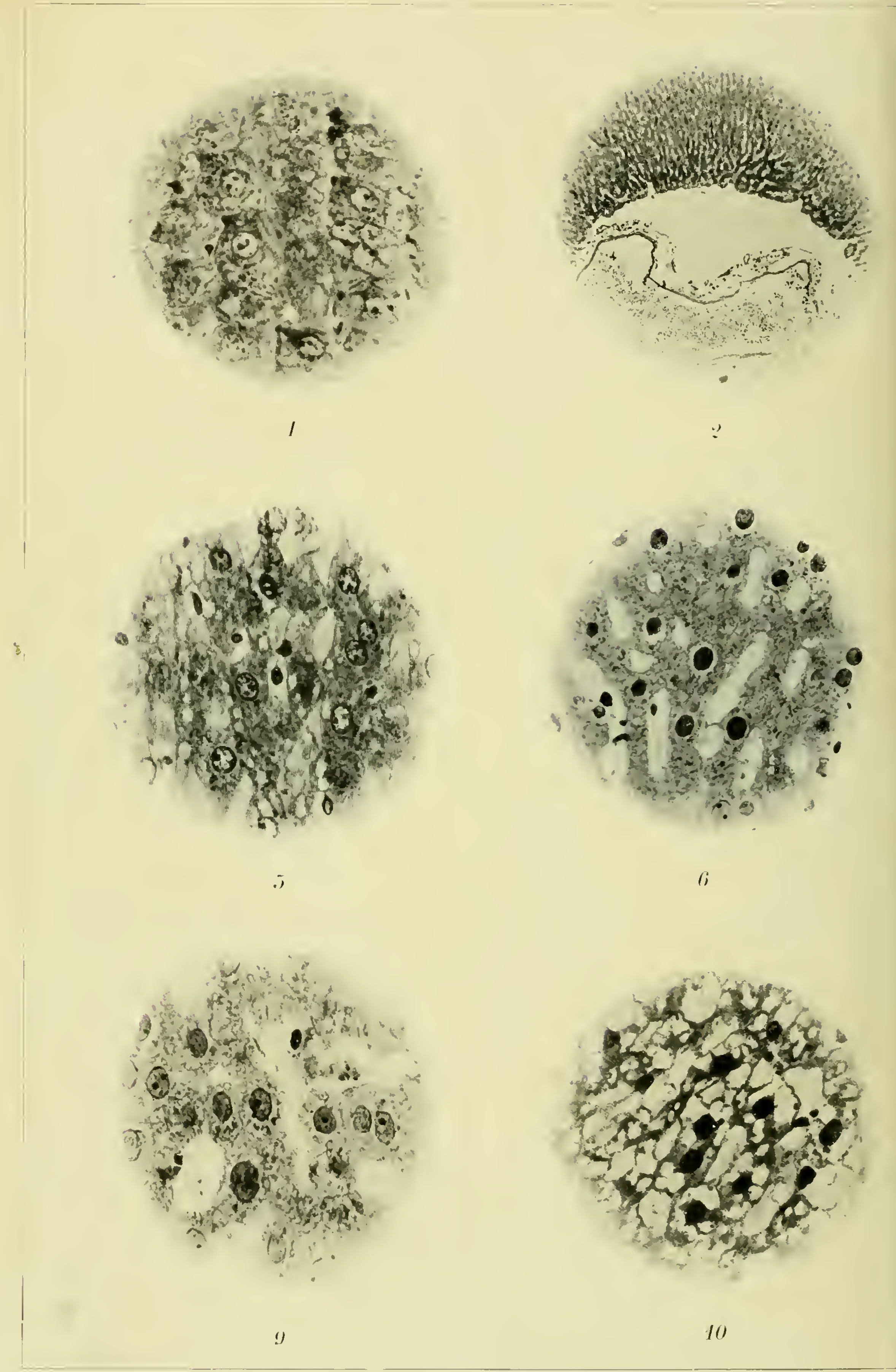
FIG. **13.** 1/4 hour after being allowed to smell food.

FIG. **14.** 3/4 hour after smelling food. The nuclei contain less chromatin than in the previous specimen.

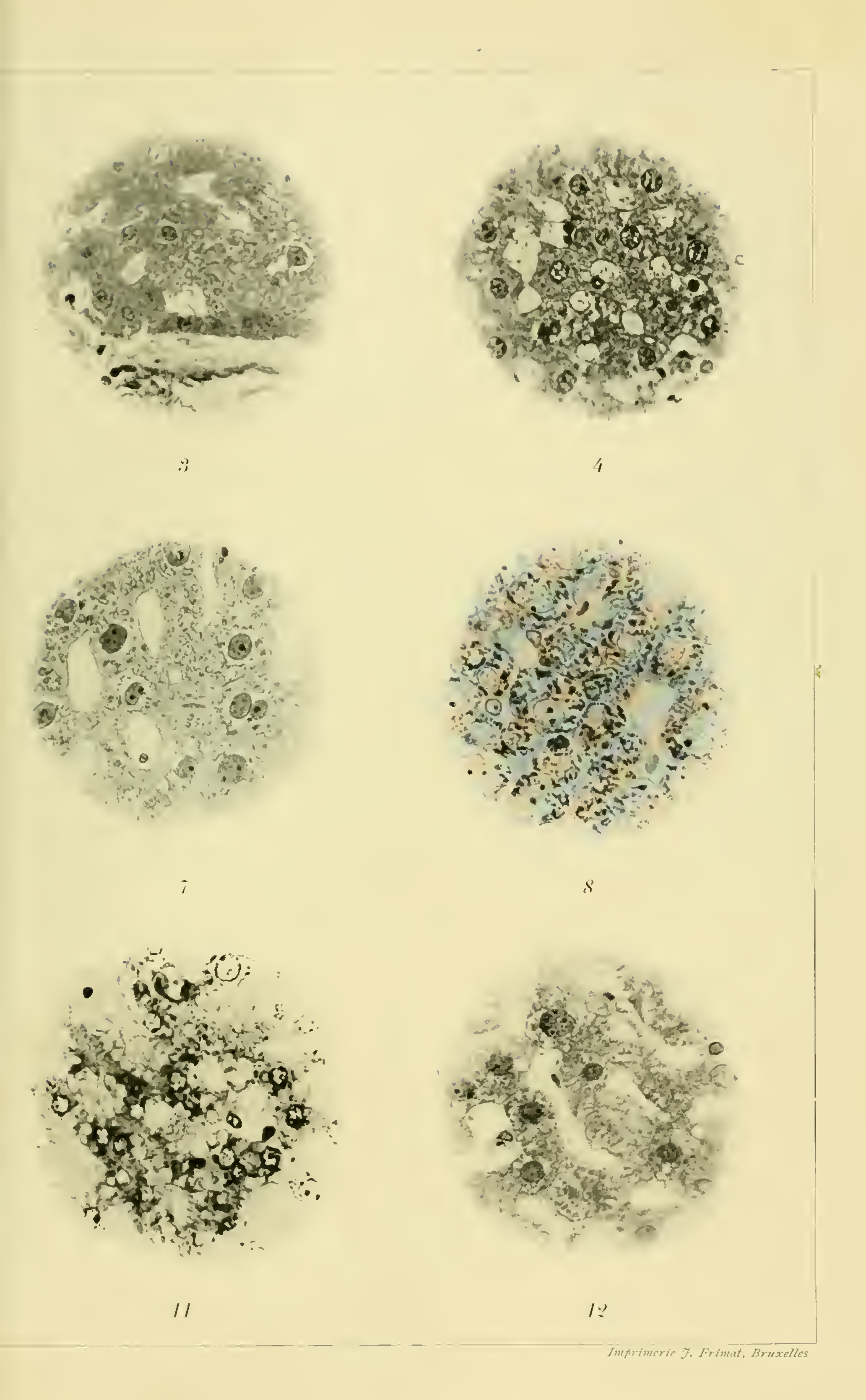
FIG. **15.** 1 hour after smelling food. The nuclei are becoming clouded. The spherular protoplasmic precipitate is easily seen.

FIG. **16.** 1 1/4 hours after smelling food. The nuclei are still clouded and some dark masses of zymogen are visible in the cytoplasm.

FIG. **17.** 1 1/2 hours after smelling food. The nuclei have again almost come to rest. Abundance of zymogen is present in the cells.



E. W. Carlier phot.



Imprimerie J. Frimat, Bruxelles



E. W. Carlier phot.

Imprimerie J. Frimat, Bruxelles

TABLE DES MATIÈRES DU TOME XXII.

MBL/WHOI LIBRARY
WH 19TJ L

196

